

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri LECOMTE

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au lycée Saint-Louis.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU LIBER DES ANGIOSPERMES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **18** juillet 1889 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT. *Président.*

Y. DELAGE. } *Examineurs.*
G. BONNIER. }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1889

SÉRIE A, N° 122

N° D'ORDRE

663

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri LECOMTE

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au lycée Saint-Louis.

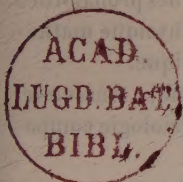
1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU LIBER DES ANGIOSPERMES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **18** juillet 1889 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT. *Président.*

Y. DELAGE. } *Examineurs.*
G. BONNIER. }



PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADEMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1889

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen.	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires. {	PASTEUR.	
	DUCHARTRE.	
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	TROOST.	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	OSSIAN BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supérieure
	TISSERAND.	Astronomie.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE.	Minéralogie.
	BOUTY.	Physique.
	APPELL.	Mécaniq. rationnelle.
Professeurs. {	DUCLAUX.	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.	Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.
	Y. DELAGE.	Zoologie, Anatomie, Physiologie compa- rée.
	BONNIER.	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
	DITTE.	Chimie.
Professeurs adjoints. . . {	WOLF.	Physique céleste.
	CHATIN.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	JOLY.	Chimie.
Secrétaire.	PHILIPPON.	

A
M. G. LE MONNIER
M. PH. VAN TIEGHEM

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Hommage respectueux.

A

M. G. LE MONNIER

PROFESSEUR

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

ru. 20108-1117

Témoignage de reconnaissance.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU
LIBER DES ANGIOSPERMES

Par **Henri LECOMTE**

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au lycée Saint-Louis.

HISTORIQUE

Les anciens botanistes désignaient sous le nom de *liber* l'ensemble des fibres péricycliques et libériennes souvent disposées par couches alternant avec du parenchyme; elles peuvent se détacher les unes des autres comme les feuillets d'un livre, suivant des lignes de moindre résistance constituées par du parenchyme (d'où le nom de ce tissu, de *liber*, livre). Le parenchyme, aperçu par Malpighi, fut distingué de ces fibres, mais on l'assimilait au parenchyme de l'écorce primaire (c'est le parenchyme médullaire de Dutrochet).

L'attention des botanistes ne fut sérieusement attirée sur ce tissu qu'après la découverte, par M. Th. Hartig (1), des tubes à cloisons criblées.

Depuis cette époque ont été successivement publiés, surtout en Allemagne, un certain nombre de travaux intéressant le liber. Mais nous devons avouer que notre bibliographie française est des plus pauvres à ce point de vue. Ce n'est pas à dire que ce tissu soit resté inaperçu; on le trouve mentionné dans tous les travaux d'anatomie, mais aucun auteur n'a jugé à propos d'étudier spécialement son développement

(1) Th. Hartig, *Vergleich. Untersuch. ü. d. Organisation des Stammes d. einh. Waldbäume (Jahresbericht, 1837, p. 125). — Vollst. Naturgesch. d. f. Culturpfl.*, Berlin, 1851. — *Bot. Zeitung*, 1853, p. 571. — *Id.*, 1854, p. 51.

et de rechercher son rôle. Ce dernier point se trouve même à peu près complètement sacrifié dans les ouvrages classiques. Le liber est universellement cité comme jouant un rôle des plus importants au point de vue du transport des substances élaborées, mais cette manière de voir est acceptée sans examen et sans preuves.

Dans cet exposé historique, il ne nous sera pas possible de citer tous les travaux dans lesquels on trouve des renseignements sur l'anatomie ou la distribution du liber : il faudrait signaler la plupart des travaux entrepris sur l'anatomie des plantes vasculaires. Il ne nous paraît utile de parler ici que des auteurs ayant spécialement étudié ce tissu.

Après que Th. Hartig eut découvert les tubes à cloisons criblées, H. Mohl (1) publia quelques observations sur le liber et donna le nom de *cellules grillagées* (*gitterzellen*) aux éléments pourvus de cloisons criblées; mais déjà peu de temps auparavant les mêmes éléments avaient été signalés par Moldenhawer.

Les cellules grillagées du *Cucurbita* furent ensuite étudiées par Nægeli et Hanstein, mais rien d'essentiel ne fut ajouté aux connaissances déjà acquises.

Nægeli (2) observa la présence du cal sur les cloisons criblées et l'assimila à une sécrétion; Hanstein (3) établit une comparaison entre les cellules grillagées et les cellules laticifères. Ce rapprochement, qui pouvait paraître vraisemblable au moment où Hanstein publia ses travaux, n'est plus explicable maintenant qu'on possède des connaissances plus précises sur les éléments du liber et sur les cellules laticifères.

Enfin, pour en finir avec ces travaux préliminaires sur le tissu qui nous occupe, mentionnons encore une note de Th. Hartig (4), dans laquelle l'auteur émet cette opinion que

(1) M. Mohl, *Einige Aendeutg.* (Bot. Zeitung, 1855, p. 865).

(2) Nægeli, *Ueber d. Siebröhren* (Sitz. geb. der Münchener Acad., février 1864).

(3) Hanstein, *Die Milchsaftgefässe*, etc., Berlin, 1864.

(4) Hartig, Bot. Zeitung, 1863, p. 287.

les éléments du liber sont déjà capables de conduire les principes élaborés, alors qu'ils sont encore à l'état cambial.

Les travaux que nous venons d'énumérer n'étaient pour la plupart que de courtes notes; aucun ne pouvait être considéré comme un travail d'ensemble. Le liber était reconnu, distingué; on en avait remarqué les éléments caractéristiques, mais rien ne venait éclairer l'histoire du développement des tubes criblés, la perforation des cribles, la nature du cal, la composition chimique des contenus et le rôle propre du liber.

Avec les belles recherches du Dr Karl Wilhelm (1) sur le liber des *Cucurbita* et de quelques autres plantes commence une nouvelle phase de l'histoire de ce tissu.

L'étude approfondie de quelques plantes à liber bien développé (*Cucurbita*, *Lagenaria* et *Vitis vinifera*) a permis à M. Wilhelm de décrire d'une façon exacte les rapports, le développement et la nature intime des éléments constitutants du liber. Peu de faits importants ont échappé à la sagacité de cet observateur, et nous pouvons résumer, dans les propositions suivantes, les principaux résultats de son travail (pour ce qui concerne les plantes étudiées) :

1° Les cellules mères des tubes criblés se divisent d'abord longitudinalement pour donner deux éléments nouveaux, dont l'un deviendra le tube criblé et l'autre une cellule-compagne (*geleitzelle*);

2° Les cellules-compagnes sont toujours moins grandes que les tubes criblés qu'elles accompagnent, et leur contenu, fortement granuleux, possède toujours un noyau volumineux;

3° Le cal, dont le développement est d'ailleurs très variable avec les plantes considérées, ne peut être regardé comme un produit de différenciation de la cellulose constituant la cloison criblée;

4° Les plages criblées (Vigne) se comportent exactement comme les cribles simples (Courge);

(1) Dr Karl Wilhelm, *Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates Dicotylerpflanzen*, Leipzig, 1880.

5° Le cal doit être considéré comme une substance de réserve; la manière dont il se comporte sous l'action des réactifs colorants l'éloigne de toutes les substances connues qui proviennent de la différenciation de la cellulose.

Pour ce qui concerne le contenu des tubes criblés, M. Wilhelm n'a pas ajouté grand'chose aux faits connus avant lui et bien décrits pour la première fois par de Bary (1). Ce dernier observateur a le mérite d'avoir fixé son attention sur le contenu des tubes et montré qu'il se compose partout d'une couche de protoplasme pariétal granuleux enveloppant un liquide interne plus ou moins épais suivant la quantité de substances albuminoïdes dont il est chargé.

Les faits ajoutés par M. Wilhelm à ceux qui avaient été publiés par de Bary ne concernent guère que les apparences diverses que présente ce contenu dans les matériaux traités par l'alcool.

Nous aurons dans le cours de ce travail l'occasion de montrer que ces diverses apparences ne sont que le résultat de l'action de l'alcool ou de la dessiccation, et qu'il n'y a pas lieu d'y attacher une trop grande importance. Cependant nous devons reconnaître en passant que M. Wilhelm a eu l'occasion d'étudier quelques matériaux frais et que cette étude lui a fourni des indications précieuses, mais malheureusement trop peu nombreuses, sur le développement des tubes criblés et sur les modifications que subit leur contenu avant le début de la période d'activité.

L'étude du rôle physiologique du liber a été à peine abordée par M. Wilhelm. Cet observateur admet le fait du transport des substances élaborées par les tubes criblés, sans apporter aucune preuve nouvelle de ce transport et sans en préciser le sens.

Comme on peut le voir par l'exposé qui précède, bien des faits restaient encore à acquérir après le travail de M. Wil-

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877, p. 189, 190.

helm. L'étude physiologique du liber, à peine ébauchée, devait être poursuivie; il fallait étudier plus longuement les variations que subissent les éléments caractéristiques du liber avec l'âge et avec les saisons; enfin il était utile d'entreprendre l'anatomie comparée du liber dans les différents groupes de plantes vasculaires. Cette dernière étude avait déjà été abordée dans de précédents travaux par M. Dippel (1), de Bary (2) et M. Russow (3), mais elle était loin d'être complète (4).

Ces deux derniers points ont été l'objet d'un travail consciencieux de M. Ed. de Janczewski (5), et nous pouvons résumer de la façon suivante les principaux résultats acquis à la science après le travail de ce botaniste.

M. de Janczewski a étudié le liber dans un grand nombre de plantes appartenant à la série des plantes vasculaires. Pour ce qui concerne les Monocotylédones, il constate tout d'abord que les cellules procambiales ne se convertissent pas directement en tubes criblés, comme c'est le cas pour les Gymnospermes; mais elles se divisent dans le sens longitudinal en deux cellules inégales, dont la plus grande va devenir immédiatement un tube criblé sans subir de cloisonnement ultérieur, tandis que l'autre, beaucoup plus étroite, se cloisonne en travers et engendre toute une série de cellules cambiformes.

M. de Janczewski admet que le protoplasme des tubes perce la substance calleuse de part en part; il ne croit pas

(1) Dippel, *Bericht der 39. Naturforscherversammlung zu Giessen*, 1864. — *Mikroskop*, II. Theil.

(2) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877.

(3) Russow, *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Kryptogamen*, 1872, p. 118.

(4) Pour être complet, nous devrions encore mentionner ici les nombreux travaux dans lesquels on trouve des renseignements sur des points de détail de l'anatomie comparée du liber. Mais cette nomenclature nous entraînerait trop loin.

(5) Ed. de Janczewski, *Études comparées sur les tubes cribreux*, dans les *Mémoires de la Société des sciences naturelles et math. de Cherbourg*, t. XXIII, p. 209 et suiv., 1882, et *Ann. sc. nat.*, 6^e série, t. XIV, 1882. — *Sur la structure des tubes cribreux* (*Comptes rendus*, 1878, 22 juillet).

que cette perforation puisse s'établir tout d'abord par la dissolution du cal, mais beaucoup plutôt par une sorte de condensation.

Comparant les tubes des Monocotylédones aux tubes des Gymnospermes, il trouve des différences très remarquables dans les phases par lesquelles ils passent successivement. Tandis que les tubes des Gymnospermes sont absolument inertes et passifs à partir du moment où leurs cribles se sont ouverts, ceux des Monocotylédones entrent seulement dans la phase active à ce même moment, contiennent une couche continue de protoplasme pariétal, subissent l'influence des saisons de l'année et ne passent à l'état passif que quand l'organe touche lui-même à sa fin.

Il est utile de remarquer en passant que M. de Janczewski admet l'activité des tubes criblés des Gymnospermes sans perforation des cribles, tandis qu'il refuse cette propriété aux tubes des Monocotylédones dans des conditions identiques. Il pose en principe, sans explications suffisantes d'ailleurs, que le début de l'activité des tubes coïncide avec la perforation des cribles, chez les Monocotylédones et les Dicotylédones; nous aurons l'occasion de montrer plus loin qu'en réalité la période d'activité peut commencer avant la perforation des cribles. Mais nous avons tenu à mettre en évidence ici même ces deux interprétations différentes d'un même auteur et contenues dans le même travail. Nous ne ferons aucune difficulté pour reconnaître aussi que nous comprenons difficilement que M. de Janczewski puisse attribuer cette différence non pas au fait que *la tige des Monocotylédones est privée d'accroissement en diamètre, mais à la place occupée par les Monocotylédones et les Gymnospermes dans le règne végétal* (1).

En résumé, M. de Janczewski admet trois périodes (2) successives dans l'existence des tubes criblés : 1^o la *période*

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 126.

(2) Bien que M. de Janczewski emploie le mot *époque*, nous aimons mieux lui substituer *période* qui nous paraît rendre plus exactement sa pensée.

évolutive, pendant laquelle le tube se développe et forme son crible; 2° la *période active*, pendant laquelle il remplit sa fonction; et 3° enfin la *période passive*, qui est momentanée, devance la mort de l'organe et se trouve caractérisée par l'absence de toutes traces de protoplasme à l'intérieur des tubes.

Abordant l'étude du liber des Dicotylédones, M. de Janczewski trouve que les premières phases du développement sont analogues à celles qu'il a décrites chez les Monocotylédones, et qu'il se forme des cellules-compagnes de la même façon.

« La membrane du crible futur se couvre de mamelons calleux, symétriques sur les deux faces. Ces mamelons se gonflent ensuite et se soudent en un callus, à l'intérieur duquel on retrouve la membrane primaire sous forme d'un réseau délicat constitué par de la cellulose. Bientôt après, le protoplasme touchant au callus vient la percer dans les points qui correspondent au centre des mailles du réseau cellulosique intérieur, de manière à communiquer avec le protoplasme de l'élément voisin. »

L'existence des tubes des Dicotylédones comprend encore trois phases successives un peu différentes de celles que présentent les Monocotylédones. La période active débute au moment de la perforation des cribles, mais elle n'a pas besoin de durer aussi longtemps que chez beaucoup de Monocotylédones, car, les éléments du liber se renouvelant constamment par suite de l'activité du cambium, il en résulte que les tubes oblitérés sont remplacés par des tubes nouveaux.

La période transitoire, la plus courte, comprend le temps pendant lequel les tubes perdent peu à peu leur substance organisée et obstruent leurs cribles par le développement d'un callus destiné à se dissoudre pour ne plus laisser que la membrane cellulosique.

Enfin, pendant la période passive, les tubes ne contiennent plus aucune substance organisée, mais seulement un liquide aqueux. Dès lors, les tubes ne peuvent plus servir qu'à la circulation de l'eau d'un élément à l'autre, à travers les cribles

dépourvus de tout revêtement calleux et, par suite, ouverts à tout jamais.

On remarquera que M. de Janczewski a supprimé, pour les Dicotylédones, la période évolutive dont il avait admis l'existence chez les Monocotylédones. Cette phase préparatoire n'en existe pas moins, et nous ne voyons aucune raison pouvant expliquer la suppression qu'a faite l'auteur. Il aurait pu, par contre, se dispenser de créer une période transitoire qui rentre en partie dans la période active et en partie encore dans la période passive, comme nous aurons l'occasion de le montrer.

D'autres faits d'une réelle importance ont été mis en lumière par M. de Janczewski. Il a reconnu, par exemple, qu'au point de vue de la durée, les tubes criblés se comportent de deux façons bien distinctes : les tubes de la Vigne, du Poirier, des *Populus macrophylla*, *Juglans regia*, *Tecoma radicans*, etc., subissent l'influence des saisons de l'année et se ferment par un cal, en automne, pour s'ouvrir de nouveau et redevenir actifs au printemps suivant. Ceux des *Aristolochia Siphon*, *Tilia parvifolia*, *Fagus sylvatica*, *Rosa canina*, etc., sont, dans la succession de leurs différentes phases, absolument indépendants des saisons de l'année; ils ne présentent qu'une seule période transitoire, apparaissant aussi bien en été qu'en hiver et précédant toujours la cessation définitive de l'activité des tubes. En un mot, ces derniers tubes sont tributaires de l'âge et indépendants des saisons.

Ce travail de M. de Janczewski a été suivi de très près par la publication d'un mémoire dû à un autre botaniste, M. Russow (1), qui s'occupait, depuis plusieurs années déjà, de toutes les questions intéressant le liber.

(1) Russow, *Sur la structure et le développement des tubes cribreux*, dans les *Sitzungsberichte der Dorpater Naturforscher Gesellschaft*, 17 février 1882. Traduction parue dans les *Annales des sciences naturelles*, 6^e série, t. XIV, 1882. Ce travail avait été précédé par : Russow, *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Kryptogamen*, 1872, et deux notes parues dans les *Sitzungsberichte* du 19 mars et du 23 avril 1881.

Pour ce qui concerne les tubes des Monocotylédones, les résultats de M. Russow ne paraissent pas sensiblement différents de ceux de M. de Janczewski, mais il n'en est pas de même pour les Dicotylédones, et nous allons signaler ici les principales divergences qui existent entre les deux auteurs, en y ajoutant les faits nouveaux contenus dans le mémoire de M. Russow.

L'auteur, qui a étudié le liber chez un assez grand nombre de plantes, signale d'abord les espèces nouvelles où il a reconnu des tubes criblés appartenant au type de la Vigne, puis un certain nombre d'autres chez lesquelles les cloisons criblées sont à peu près transversales et à un seul crible.

Grâce à l'action combinée du bleu d'aniline et d'une solution d'iodure de potassium iodé, il a pu apercevoir, dans le cal, des stries qui n'avaient été remarquées, ni par M. Wilhelm, ni par M. de Janczewski.

Comme ce dernier, il admet sans difficulté que les bouchons calleux des Gymnospermes ne sont jamais traversés par des filets gélatineux, et il ajoute : « Cependant il serait absurde d'admettre qu'il n'y a pas ici passage du contenu d'une cellule à l'autre à travers le crible, parce que ses pores sont bouchés par le cal. »

Après cette nouvelle affirmation, il n'est plus guère admissible, comme on le voit, de placer le début de la période d'activité des tubes, chez les Dicotylédones, au moment de la perforation des cribles, puisque cette activité se manifeste chez les Gymnospermes alors que les cribles ne sont jamais ouverts.

Une question importante, laissée indécise par M. Wilhelm et par M. de Janczewski, a été résolue par M. Russow, au moins pour les tubes de la Courge. Il a pu voir, en effet, les granulations protoplasmiques s'engager dans les ponctuations des cribles et passer d'un tube dans l'autre; ses devanciers n'avaient vu que le liquide gélatineux prendre part à cette communication.

La divergence entre M. Russow et les auteurs précédem-

ment cités se prononce surtout pour ce qui concerne l'établissement des punctuations des cribles et le développement du cal. MM. Wilhelm et de Janczewski admettent que la membrane, d'abord uniquement constituée par de la cellulose et d'épaisseur uniforme, se transforme, en certains points, en substance calleuse; que cette dernière substance forme de chaque côté de la membrane, en des points symétriques, des mamelons arrondis qui finissent par se rejoindre d'un côté à l'autre. Pour M. Russow, au contraire, « la portion de la membrane qui doit plus tard se transformer en un crible est déjà ponctuée avant l'apparition du cal. La substance calleuse se dépose dans ces petites dépressions, mais non par transformation de la cellulose, comme M. Wilhelm l'a affirmé avec quelques réserves et M. de Janczewski avec une entière certitude ». M. Russow pense que la substance calleuse se sépare de la substance qui remplit le tube, et qu'elle se dépose dans les petites dépressions de la cloison destinée à devenir un crible sous la forme de petites écuelles creuses et non sous la forme de mamelons. Nous aurons l'occasion de montrer, dans le cours de ce travail, que ces opinions divergentes sont toutes deux trop exclusives, et qu'elles ne sont entièrement confirmées ni l'une ni l'autre par les faits que nous avons observés.

Les botanistes, dont nous avons résumé les travaux sur le liber dans les pages précédentes, ayant presque généralement étudié des matériaux secs ou traités par l'alcool, avaient été conduits à signaler, à propos du contenu des tubes criblés, des masses gélatineuses, agglomérées aux extrémités des tubes sur les faces des cribles et en plus grande quantité d'un côté que de l'autre. Nægeli avait observé ce fait l'un des premiers et n'avait pas manqué d'en tirer cette conclusion, que les cribles constituant des obstacles naturels à la circulation des substances élaborées, celles-ci devaient s'accumuler en deçà des cribles plutôt qu'au delà, et que, par conséquent, la situation des amas les plus volumineux était une indication précieuse pour fixer le sens même du transport.

Malheureusement, un mémoire de M. Alfred Fischer (1), paru dans ces dernières années, est venu montrer que ces amas manquent toujours dans les tubes des matériaux étudiés à l'état frais, mais qu'ils apparaissent, dans un pétiole de Courge, par exemple, aussitôt qu'on pratique une section transversale et qu'on détruit de cette façon la continuité de l'organe. Nous avons longuement étendu ces observations de M. Fischer, et nous nous proposons de montrer, dans le cours de ce travail, que ces amas, sur la description desquels on s'était complaisamment étendu, ne sont que la conséquence du mode opératoire, qu'ils n'existent jamais dans les matériaux frais, et que le traitement par l'alcool modifie profondément la disposition des contenus.

Tout en confirmant un certain nombre des résultats de M. Fischer, nous n'hésitons pas à condamner la manière d'opérer qu'il préconise et qui consiste à faire bouillir une plante entière pendant quelques minutes avant d'y pratiquer des sections. Outre que ce procédé est loin d'être praticable dans tous les cas, il ne laisse pas le contenu complètement intact.

Dans un autre travail paru la même année, M. Alfred Fischer (2) s'est proposé de fixer nos connaissances sur le liber des feuilles et de déterminer le mode de terminaison de ce liber dans les plus fines nervures. Les principaux résultats de ce nouveau travail peuvent être réunis dans les propositions suivantes :

1° Il existe des perforations dans la membrane qui sépare les tubes criblés des cellules-compagnes ;

2° Les cellules-compagnes ont un noyau ; les tubes criblés en manquent toujours (l'auteur pense qu'il existe une relation entre la présence du noyau et l'élaboration de matières albuminoïdes) ;

3° Dans les cellules-compagnes existe souvent une substance

(1) Alfred Fischer, *Ueber der Inhalt der Siebröhren in den unverletzten Pflanze* (*Berichte der deutsch. botanisch. Gesellschaft*, Band III, 1885).

(2) Alfred Fischer, *Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter* (Sept-

albuminoïde semblable à celle qui remplit les tubes criblés ;

4° L'amidon manque toujours dans les cellules-compagnes, que le mésophylle voisin en soit d'ailleurs pauvre ou riche ;

5° Enfin M. Fischer a trouvé que le diamètre des tubes et des cellules-compagnes diminue avec celui des nervures dans le limbe des feuilles, mais que le diamètre des premiers diminue plus rapidement que celui des secondes, et que, dans la région terminale de ces nervures, les cellules-compagnes sont encore bien nettes, tandis que les tubes criblés sont pour la plupart d'une petitesse extrême et le plus souvent privés de véritables cribles.

Les résultats de M. Fischer ont une importance incontestable ; mais il faut bien avouer qu'ils demandent à être confirmés et étendus par de nouvelles recherches, car l'auteur n'a pu suivre le développement du liber et établir les relations de parenté qui peuvent exister entre les deux sortes d'éléments dont il a reconnu la présence dans les plus fines nervures des feuilles.

A ces travaux entrepris sur l'anatomie du liber il faudrait encore en ajouter quelques autres, comme ceux de MM. Vesque (1), Gérard (2), Hérail (3), Moeller (4), etc., entrepris dans un autre but, mais qui renferment de nombreux faits concernant l'anatomie ou la répartition du tissu qui nous intéresse ; et, si nous voulions être complet, il faudrait citer ici tous les travaux entrepris sur l'anatomie des plantes vasculaires.

A la suite de ces recherches, où l'anatomie tient la place principale, il nous faut mentionner un travail entrepris par M. Giovanni Briosi dans le but de fixer nos connaissances sur le contenu des tubes criblés.

Abdr. aus den Berichten der Math.-Phys. Classe Königl. Sächs. Ges. der Wiss., 1885) (avec deux planches).

(1) Vesque, *Anat. de l'écorce* (*Ann. sc. nat.*, 6^e série, II, 1875).

(2) Gérard, *Passage de la racine à la tige* (*Ann. sc. nat.*, 6^e série, XI, 1880).

(3) J. Hérail, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones* (*Ann. des sc. nat.*, 7^e série, II, 1885).

(4) Dr Joseph Moeller, *Anatomie der Baumrinden*. Berlin, 1882.

M. Giovanni Briosi (1) a spécialement recherché la présence de l'amidon dans les tubes criblés; sur cent quarante-six plantes étudiées, il en a trouvé cent vingt-neuf avec de l'amidon dans les tubes. Ces grains d'amidon sont toujours beaucoup plus petits que ceux du parenchyme voisin; aussi M. Briosi n'a-t-il pas manqué de voir dans cette exiguité même de la taille des grains une circonstance favorable à leur passage dans les ponctuations des cribles.

Les expériences directes qu'il a tentées pour mettre en évidence ce passage seront relatées plus loin et nous verrons à ce moment ce qu'il faut penser de cette circulation des grains d'amidon.

Rien de plus uniforme dans la marche et dans les résultats que les recherches entreprisés sur le rôle physiologique du liber. Une méthode unique a été suivie par les expérimentateurs, celle des décortications annulaires; les uns pratiquant ces décortications sur des branches d'arbres ont observé la formation des bourrelets sur les lèvres de la plaie; les autres, comme Hanstein, ont pratiqué leurs décortications sur des boutures et porté leur attention sur le lieu d'origine des racines adventives; tous ont observé que la vitalité de l'organe est beaucoup plus grande au-dessus de la décortication qu'au-dessous; que les bourrelets y deviennent plus volumineux et les racines adventives plus nombreuses. Pour tous la conclusion a été la même: le liber conduit les substances nutritives, les principes élaborés, du lieu de formation au lieu d'utilisation, et dans une tige ce courant est habituellement descendant.

Malheureusement ces recherches ne supportent pas un examen bien approfondi. Le liber étant confondu avec l'écorce dans la région extérieure au cambium, on ne voit pas si le rôle conducteur peut être dévolu au liber par cette unique raison qu'il présente des éléments allongés en tubes; nulle

(1) Giovanni Briosi, *Ueber allgemeines Vorkommen von Stärke in den Siebröhren* (*Botanische Zeitung*, 16 mai 1873).

part dans ces travaux entrepris sur le rôle du liber on ne trouve des notions rigoureuses sur la nature même des substances contenues dans les tubes criblés; on ne possède aucune observation directe de transport de substance par les éléments du liber. En résumé on a collectionné des constatations extérieures; on n'a jamais fait servir les connaissances acquises sur la structure interne du liber à l'explication même de son rôle.

C'est pour essayer de combler quelques-unes des nombreuses lacunes signalées dans l'exposé qui précède que nous avons entrepris l'étude du liber. Notre travail comprend neuf chapitres distincts, savoir :

Chapitre I. — Principaux éléments du liber; leurs caractères généraux;

Chapitre II. — Les éléments accessoires du liber;

Chapitre III. — Les tubes criblés et les cellules-compagnes;

Chapitre IV. — Développement des parois criblées;

Chapitre V. — Développement, forme, structure et principales réactions du cal;

Chapitre VI. — Le contenu des tubes criblés et des cellules-compagnes;

Chapitre VII. — Transport des matériaux par le liber;

Chapitre VIII. — Modifications apportées dans les tubes criblés par l'âge et les saisons;

Chapitre IX. — Résumé des phases successives par lesquelles passent les tubes criblés;

Conclusions.

CHAPITRE PREMIER

PRINCIPAUX ÉLÉMENTS DU LIBER; LEURS CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Le liber est un tissu dont les éléments principaux sont groupés en faisceaux comme ceux du bois et habituellement

allongés suivant l'axe de l'organe auquel ils appartiennent. Son caractère principal est de contenir des cellules allongées en tubes et réunies bout à bout par des cloisons dont la structure spéciale permet le passage du contenu d'un tube à un autre. Le liber peut être d'origine procambiale (*liber primaire*) ou cambiale (*liber secondaire*). Dans l'un et dans l'autre cas nous rencontrerons les mêmes éléments, mais avec des dispositions différentes.

Qu'il soit d'origine primaire ou secondaire, le liber comprend :

1° Des cellules plus ou moins allongées, en forme de tubes parallèles à l'axe du faisceau; ces tubes, superposés en files longitudinales, sont réunis bout à bout par des cloisons *perméables* (1) de direction transversale ou oblique par rapport à l'axe des tubes. Ces éléments caractéristiques du tissu que nous étudions sont habituellement connus sous le nom de *tubes criblés* (2);

2° Des cellules de nature parenchymatique accolées aux tubes criblés et procédant de la même cellule mère par un cloisonnement longitudinal. Cette communauté d'origine

(1) Nous employons à dessein le mot *perméable* au lieu de dire des *cloisons perforées*, car nous aurons l'occasion de montrer dans le cours de ce travail que la complète perforation des cloisons n'est pas nécessaire pour assurer le fonctionnement spécial du liber. Chez les Gymnospermes, la perforation complète n'a même jamais été observée.

(2) Nous avons adopté l'expression de *tubes criblés*, mais nous devons reconnaître qu'il existe à ce sujet une fâcheuse divergence entre les botanistes. MM. de Janczewski (*loc. cit.*), Russow (*loc. cit.*) et Duchartre (*Traité de botanique*) appellent ces éléments des *tubes cribreux*; M. Van Tieghem (*Traité de botanique*, p. 661) les désigne sous le nom de *tubes criblés*; nous croyons devoir employer cette dernière appellation, qui a l'avantage de traduire assez fidèlement le mot *Siebröhren* employé par les auteurs allemands et qui, de plus, rappelle la forme de *cribles* sous laquelle se présentent habituellement les cloisons perméables des tubes. La désignation de *cellules grillagées*, employée dans quelques travaux de date assez ancienne, nous paraît devoir être réservée tout au plus à certaines formes très courtes de tubes criblés, comme les cellules criblées qui réunissent deux ilots libériens voisins à travers les cellules de parenchyme ou bien encore à travers les rayons médullaires chez la Vigne, les divers *Rubus*, etc.; pour l'uniformité de la nomenclature, nous emploierons pour désigner des éléments de cette nature l'expression de *cellules criblées*.

avec les tubes criblés serait déjà une raison suffisante pour les distinguer du vrai parenchyme libérien ; cette distinction se trouvera légitimée par les caractères spéciaux que nous leur reconnaitrons plus loin. On les désigne habituellement sous le nom de *cellules-compagnes* (1) ;

3° Le *parenchyme libérien* dont les cellules ont presque toujours leur plus grand diamètre dirigé parallèlement à l'axe de l'organe, et qui proviennent de la division transversale répétée des longues cellules accompagnant les tubes criblés ;

4° Les *fibres libériennes* formant une zone de protection à la face externe du liber ou interposées entre les îlots libériens secondaires, soit en faisceaux irrégulièrement disséminés dans le liber, soit en couches concentriques alternant avec des couches d'éléments libériens mous.

De ces quatre sortes d'éléments, les tubes criblés sont seuls caractéristiques du liber, et nous réserverons exclusivement le nom de liber aux tissus dans lesquels nous aurons reconnu la présence incontestable de ces éléments.

Le tissu désigné souvent par les botanistes sous le nom de *liber mou* comprend les trois premières formes d'éléments ; le *liber dur* est constitué par les fibres libériennes.

Chacune des formes d'éléments que nous venons d'énumérer fera l'objet d'une étude spéciale ; il est donc inutile de nous étendre plus longuement ici sur leurs caractères distinctifs. Mais nous nous reprocherions de ne pas nous arrêter sur une question qui, pour être souvent fort délicate à résoudre, n'en présente pas moins une réelle importance au point de vue des descriptions anatomiques. Nous voulons parler des caractères qui permettent de limiter le liber mou sur les sections transversales ou longitudinales des organes.

Rien de plus facile que d'établir cette démarcation quand il s'agit de faisceaux isolés, comme ceux des organes aériens de

(1) Cette dénomination, déjà employée par M. de Janczewski (*loc. cit.*) et utilisée pour la traduction française du principal mémoire de M. Russow (*loc. cit.*), nous paraît traduire plus fidèlement que *cellule-annexe* (M. Van Tieghem) le mot *Geleitzelle* consacré par les auteurs allemands.

beaucoup de Monocotylédones où le liber mou se trouve limité par le bois d'une part et par les fibres formant la gaine mécanique du faisceau d'autre part (ex. *Monstera repens*). Mais, quand le liber mou confine directement au parenchyme, le problème devient souvent des plus difficiles et personne ne nous contredira si nous affirmons que sur une section transversale d'une jeune racine primaire, par exemple, il est souvent fort difficile de dire avec assurance où commence le liber et où il finit.

Cette délimitation n'est rigoureusement possible que dans certains cas particuliers, car le parenchyme libérien ne diffère pas toujours d'une façon appréciable du parenchyme non libérien qui l'entoure, et, au lieu de trouver un passage brusque d'un tissu à l'autre, on rencontre le plus souvent une transition insensible.

Sur la section transversale d'un organe, les caractères suivants permettront souvent de reconnaître le tissu libérien et d'établir les contours de la zone qu'il occupe :

1° Les membranes sont de nature cellulosique; elles sont douées d'une forte réfringence et présentent des reflets bleuâtres ou nacrés que ne possèdent pas les membranes de cellules du parenchyme non libérien ;

2° Pour beaucoup d'organes (surtout les pétioles et les nervures des feuilles), le diamètre des éléments libériens est plus faible que celui des cellules parenchymateuses voisines ;

3° Quand le liber possède des éléments de grand diamètre (*tubes criblés*), ils sont accompagnés d'éléments beaucoup plus petits (*cellules-compagnes*), de sorte que cette association d'éléments de formes et de dimensions très différentes prête au tissu libérien une irrégularité souvent caractéristique (fig. 1, pl. XXI; fig. 33, pl. XXIII; fig. 53 et 61, pl. XXIV).

4° Les tubes criblés et les cellules-compagnes, étant habituellement très riches en substances albuminoïdes, se colorent plus fortement que les cellules du tissu environnant par le bleu d'aniline et les autres réactifs colorants des substances albuminoïdes ;

5° A l'exception du liber de certaines plantes sans chlorophylle (*Orobanche*, *Neottia*, etc.), les méats sont habituellement défaut entre les éléments libériens; ceux-ci se trouvant ainsi serrés les uns contre les autres (1) présentent des contours irréguliers qui contrastent avec la régularité habituelle des cellules appartenant au parenchyme non libérien (fig. 33, pl. XXIII);

6° Ce caractère se présente avec une exagération remarquable chez la plupart des plantes Dicotylédones et surtout chez les plantes ligneuses. On trouve alors que les éléments libériens offrent sur la section transversale d'un organe un aspect collenchymatoïde tout à fait caractéristique. Nous entendons par là que les membranes sont épaissies aux points de réunion de plusieurs éléments (fig. 4, pl. XXI, et fig. 6, pl. XXIV).

Sur la section longitudinale d'un organe, la délimitation du liber est habituellement beaucoup moins délicate que sur une section transversale. C'est qu'en effet, sur une section longitudinale bien faite, même sans recourir à l'action des réactifs colorants, on peut reconnaître les tubes criblés, qui sont les éléments caractéristiques du liber, et limiter par conséquent la zone qu'ils occupent. En section transversale, au contraire, il n'est pas toujours facile de distinguer la section d'un tube criblé de celle de la cellule de parenchyme, surtout quand la section n'intéresse pas en même temps le tube criblé et la petite cellule-compagne.

De plus tous les éléments libériens sont reconnaissables à leur extension longitudinale; le parenchyme libérien lui-même ne se dérobe pas à ce criterium, car il est habituellement constitué par des cellules disposées en files longitudinales et provenant du sectionnement transversal répété d'une cellule primitive allongée en fibre.

Les désignations de *liber mou* et *liber dur* que nous avons enregistrées plus haut et qu'on trouve employées dans bon nombre de travaux ne nous paraissent pas constituer une divi-

(1) Chez le *Calycanthus floridus*, il existe de grandes lacunes entre le liber et les rayons médullaires (voy. Moeller, *loc. cit.*, p. 365).

sion naturelle des éléments libériens, car les fibres libériennes ne sont qu'une forme spéciale du parenchyme, forme adaptée en vue d'un rôle de protection. Nous proposerions donc volontiers d'adopter la division suivante :

1° Les *éléments essentiels*, comprenant les tubes criblés et les cellules-compagnes. Ces dernières ne peuvent être séparées des tubes criblés, car elles procèdent de la même cellule cambiale et nous verrons par la suite qu'elles paraissent jouer un rôle intimement lié au fonctionnement des tubes criblés ;

2° Les *éléments accessoires*, comprenant le parenchyme libérien et les fibres libériennes. Dans cette deuxième catégorie, on pourra établir la subdivision en éléments mous et éléments durs, mais cette distinction ne paraît pas essentielle.

Dans le chapitre suivant nous nous proposons de passer en revue le plus sommairement possible la disposition, les principales formes et les caractères distinctifs des éléments accessoires pour n'avoir pas à y revenir plus loin.

CHAPITRE II

LES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES DU LIBER

A. LE PARENCHYME LIBÉRIEN.

Le parenchyme libérien est constitué par des cellules disposées en files longitudinales parallèlement aux tubes criblés. Ces cellules n'ont aucun rapport de parenté avec les tubes criblés et les cellules-compagnes ; nous entendons par là qu'elles ne procèdent pas du cloisonnement tardif d'une même cellule procambiale ou cambiale. Par ce caractère les cellules du parenchyme libérien se distinguent donc des cellules-compagnes ; celles-ci prennent en effet naissance par le cloisonnement longitudinal de la cellule qui doit donner un tube criblé.

Quand le liber mou confine directement au parenchyme

voisin, comme chez les *Cucurbita*, il est souvent difficile de décider si des cellules extérieures aux tubes criblés appartiennent au parenchyme libérien ou bien au parenchyme non libérien qui entoure le liber. Il est même souvent délicat de décider d'après leur section transversale si certains éléments sont des cellules de parenchyme ou bien des tubes criblés.

Presque toujours les cellules du parenchyme libérien ont une section plus petite que celle des tubes criblés, plus grande que celle des cellules-compagnes; c'est le cas le plus ordinaire; on le rencontre notamment chez les *Cucurbita*, les *Tilia*, la Vigne, le *Monstera repens* et la plupart des plantes monocotylédones.

Leur section est aussi très habituellement plus petite que celle des cellules du parenchyme non libérien. Mais les rapports de dimensions sont si variables qu'il serait dangereux de tirer de ce caractère des conclusions formelles, d'autant plus que le passage n'est presque jamais franchement tranché entre le liber et le parenchyme non libérien qui l'entoure. Ce qui est plus important au point de vue de la distinction des cellules appartenant au liber, c'est que le parenchyme libérien possède les caractères généraux du tissu auquel il appartient et que nous avons énumérés plus haut, c'est-à-dire que les cellules du parenchyme libérien ne présentent pas de méats, qu'elles ont leur membrane épaissie au point où plusieurs cellules se touchent (nature collenchymatoïde) et que ces membranes présentent l'éclat particulier et les reflets bleuâtres ou nacrés qui caractérisent habituellement les éléments libériens.

Sur une section transversale, on distinguera les cellules du parenchyme libérien des tubes criblés par les deux caractères suivants :

1° Les cellules de parenchyme possèdent un noyau; les tubes criblés en manquent habituellement;

2° Les tubes criblés possèdent une petite cellule-compagne qui découpe un angle de leur section; les cellules de parenchyme manquent de ces cellules-compagnes; elles ont parfois

un contour régulièrement rectangulaire quand elles appartiennent au liber secondaire (*Tilia*, fig. 53, pl. XXIV).

Enfin quand les tubes criblés possèdent plusieurs cellules-compagnes, certains éléments de petite taille confinant aux tubes criblés peuvent être confondus avec des cellules-compagnes. On reconnaîtra celles-ci aux caractères suivants :

1° Très riches en substances albuminoïdes, les cellules-compagnes se colorent plus fortement que les cellules de parenchyme par le bleu d'aniline ;

2° Le contenu des cellules-compagnes résiste plus longtemps à l'action de l'hypochlorite de soude que celui des cellules de parenchyme ;

3° Enfin les cellules-compagnes sont toujours privées d'amidon, tandis que les cellules du parenchyme libérien *peuvent* en contenir.

Sur la section longitudinale d'un organe, la distinction des cellules de parenchyme libérien et des tubes criblés ne présentera aucune difficulté, puisque ceux-ci sont caractérisés par leurs cribles. Mais il serait parfois possible de les confondre avec les cellules-compagnes. Cette confusion sera presque impossible si on veut bien se rappeler les faits suivants :

1° Les cellules-compagnes confinent toujours à un tube criblé ;

2° Elles en sont presque toujours séparées par une cloison longitudinale d'épaisseur fort inégale ou présentant de très fines ponctuations ;

3° Les cellules-compagnes ont un contenu qui se colore par le bleu d'aniline plus énergiquement que celui des cellules de parenchyme libérien ;

4° Chez les Monocotylédones le noyau des cellules-compagnes est toujours plus allongé que celui des cellules du parenchyme (fig. 69, pl. XXIV).

Quant à la disposition des cellules de parenchyme dans le liber, on peut signaler deux cas :

1° Dans le liber des Monocotylédones [et dans le liber pri-

maire des Dicotylédones, les cellules du parenchyme libérien sont disséminées sans ordre apparent (*Phragmites*, *Monstera repens*, *Cucurbita*, fig. 1, pl. XXI, *Impatiens*, Solanées, etc.).

2° Mais, pour ce qui concerne le liber secondaire, on trouve le plus habituellement que les cellules de parenchyme libérien issues des cellules cambiales ont conservé leur disposition en séries radiales (*Tilia*, fig. 53, pl. XXIV, *Impatiens*, etc.). Cependant, si les tubes criblés prennent un accroissement considérable en diamètre, comme chez le *Vitis vinifera*, le *Ricinus communis*, etc., cette disposition en séries radiales, fort nette près du cambium, disparaît bientôt, et les cellules du parenchyme sont alors disposées irrégulièrement dans le liber. Nous aurons, d'ailleurs, l'occasion de nous étendre plus longuement sur ce point dans un chapitre ultérieur en traitant de la disposition des tubes criblés dans le liber.

Le parenchyme libérien est surtout caractérisé par l'extension de ses éléments dans le sens longitudinal. Chez les *Cucurbita*, par exemple, chacun de ces éléments est terminé par des faces transversales, et affecte la forme d'un prisme. Mais, chez beaucoup de plantes, particulièrement celles qui possèdent de très longs tubes criblés, les éléments du parenchyme libérien sont atténués aux extrémités et divisés par des cloisons transversales en plusieurs cellules assemblées bout à bout : c'est à proprement parler une sorte de prosenchyme à éléments cloisonnés transversalement (Casuarinées, *Ostrya virginiana*, *Fagus sylvatica*, *Rubus*, fig. 63, 64, 65, 66, 67, pl. XXIV, *Ulmus effusa*, *Alstonia spectabilis*, *Vitis vinifera*, *Croton*, *Cydonia vulgaris*, etc., etc.).

Les cellules du parenchyme libérien portent souvent sur leurs membranes des ponctuations se correspondant d'une cellule à l'autre. Habituellement les faces tangentielles sont dépourvues de ces ponctuations; on les rencontre seulement sur les faces horizontales et radiales. Mais cette règle, que nous avons pu vérifier dans un certain nombre de cas, n'a rien d'absolu.

Quand le parenchyme libérien, d'origine secondaire, devient

très abondant relativement au nombre des tubes criblés, comme chez le *Lappa major*, il ne présente plus les caractères distinctifs que nous avons énumérés plus haut; des méats peuvent s'établir entre les cellules, et rien ne le distingue plus du parenchyme ordinaire; seule son origine cambiale, entre des rayons médullaires bien distincts, permet de lui appliquer la dénomination de parenchyme libérien.

Les cellules cambiales, destinées à devenir des éléments de parenchyme libérien, peuvent se diviser seulement en cellules plus ou moins cubiques et superposées par des cloisons transversales, ou bien ce cloisonnement de la cellule fibreuse primitive s'effectue sans aucune loi régulière (Vigne); enfin le cloisonnement peut être à la fois radial et transversal (*Rubus*, fig. 63, 64, 65, 66, 67, pl. XXIV), ou bien en même temps radial, transversal et tangentiel, comme chez le *Cinchona officinalis*, signalé par M. Vesque (1).

Quant au mode de production du parenchyme libérien, désigné par M. Vesque sous le nom d'*accroissement par intercalation*, il consiste simplement dans la production des cellules-compagnes par le cloisonnement longitudinal de la cellule cambiale, qui donnera naissance à un tube criblé. Les cellules ayant cette origine ne rentrent pas dans le parenchyme libérien, tel qu'il a été défini plus haut.

Les cellules du parenchyme libérien perdent peu à peu leur contenu protoplasmique, et ne conservent bientôt plus qu'un revêtement pariétal de faible épaisseur, entourant de toutes parts une grande vacuole centrale, dont le contenu consiste en un liquide ou renferme à la fois un liquide et un ou plusieurs cristaux. Dans le protoplasme pariétal, il n'est d'ailleurs pas rare de rencontrer des grains d'amidon; ces grains sont toujours notablement plus grands que ceux des tubes criblés, et présentent, sous l'action de l'iode, la coloration caractéristique de l'amidon. Il était nécessaire de noter ce fait en pas-

(1) J. Vesque, *Anatomie comparée de l'écorce* (Ann. sc. nat., 6^e série, t. II, 1875).

sant, car nous verrons plus loin que les grains des tubes criblés ne présentent pas cette coloration spéciale.

Quand le parenchyme cortical est bien développé, comme c'est le cas pour la plupart des tiges primaires, l'amidon manque ou ne se rencontre qu'en faible quantité dans le parenchyme libérien. Chez les arbres dont l'écorce s'exfolie peu à peu, le parenchyme libérien contient beaucoup plus d'amidon.

Des cristaux se rencontrent fréquemment dans les cellules du parenchyme libérien; l'accroissement des cellules cesse dès l'apparition de ces cristaux; aussi les cellules à cristaux sont-elles habituellement plus petites que celles du parenchyme voisin. Ces cristaux peuvent être simples (beaucoup de Cupulifères, Salicinées, Bétulacées, Tiliacées, *Rhamnus*, etc.), disposés en mâcles (*Cornus mas*, *Aristolochia*, *Hedera*, etc.), ou bien même se présentent sous la forme de raphides (*Ampelopsis*, Bignoniacées, etc.). Il arrive presque toujours que les cristaux isolés sont renfermés dans des cellules à membrane épaisse, tandis que les cellules à raphides ou à mâcles possèdent une membrane plus mince.

Quant à la disposition relative de ces cellules à cristaux, elle est des plus variées; tantôt on les trouve disséminées sans aucun ordre apparent (*Castanea vesca*, *Aristolochia Siphon*, *Rhus*, *Ulmus effusa*, etc.); tantôt elles sont en séries radiales (*Croton*) ou même disposées en une assise tangentielle: ce dernier cas n'est pas rare chez les plantes dont le liber présente des zones tangentielles de fibres, car alors les cellules du parenchyme voisin contiennent habituellement des cristaux. Sur la section longitudinale d'un organe, on trouve souvent les cellules à cristaux disposées régulièrement en files, surtout dans le voisinage des faisceaux de fibres. Les cellules à cristaux accompagnant les fibres sont bien nettes chez les *Pirus*, *Malus*, *Juglans nigra*, *Tilia*, *Acer*, *Rhamnus*, etc. Enfin, le liber secondaire manque habituellement de cellules à cristaux chez les Malvacées, Berbéridées, *Vitis*, *Camellia*, *Laurus*, etc.

Puisque les cellules à cristaux appartenant au liber ne

sont habituellement que des cellules fibreuses cloisonnées, il est tout naturel de se demander comment se fait ce cloisonnement. Dans la plupart des cas, on ne rencontre que des cloisons transversales (*Tilia*, *Juglans*, etc.); mais il peut aussi se produire une ou plusieurs cloisons longitudinales dirigées radialement ou tangentiellement. M. Möller (1) a trouvé de ces cloisons longitudinales dans le liber du *Cornus mas*, et M. Vesque (2) cite comme présentant, à ce point de vue, le maximum de complication, les cellules à cristaux du *Coprosma lucida*, de la famille des Rubiacées.

B. CELLULES SCLÉREUSES DANS LE LIBER.

Les cellules du parenchyme libérien peuvent être le siège d'une sclérification plus ou moins prononcée. Quand cette sclérification s'établit dans des cellules non encore cloisonnées transversalement, il se produit des *fibres*; mais, quand la sclérification n'apparaît que tardivement, alors que les cellules fibreuses primitives sont déjà divisées, les éléments qui proviennent de cette transformation sont des *cellules scléreuses* à parois très fortement épaissies, lignifiées, et généralement riches en ponctuations.

Cette sclérification, qui se rencontre surtout dans le liber secondaire des arbres, n'atteint que les cellules du parenchyme libérien. Hartig (3) et Chalon (4) pensent que les parois des tubes criblés peuvent elles-mêmes se sclérifier et donner naissance à des fibres libériennes. Schacht (5) émet quelques doutes au sujet de cette transformation en fibres, mais il pense que les tubes criblés peuvent donner naissance à des cellules scléreuses. Cette dernière opinion est accueillie par M. Vesque (6), qui cite même le Bouleau comme présentant ce

(1) J. Moeller, *loc. cit.*

(2) J. Vesque, *loc. cit.*, p. 170.

(3) Hartig, *Bot. Zeit.*, 1853 et 1854.

(4) Chalon, *Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce*.

(5) Schacht, *Der Baum*, 1860, p. 209.

(6) Vesque, *loc. cit.*

phénomène avec le plus de netteté. D'accord en cela avec M. Moeller (1), je n'ai pu observer chez aucun arbre une transformation aussi profonde, et je me crois autorisé à affirmer que les *cellules du parenchyme libérien peuvent seules devenir des cellules scléreuses*. Les tubes criblés peuvent être comprimés par les tissus voisins, devenir méconnaissables, perdre complètement leur cavité en rapprochant leurs parois ; mais ils ne se sclérifient pas ; du moins je n'ai pu observer aucun exemple d'une telle transformation.

Les cellules scléreuses peuvent rester très petites (*Betula alba*, *Ostrya virginica*, etc.), ou bien, surtout quand elles sont isolées, atteindre jusque 100 ou 125 μ de diamètre (*Eucalyptus corymbosa*). Quand les cellules scléreuses sont réunies en amas, on leur donne généralement dans les descriptions le nom de *cellules pierreuses* ; ces amas de cellules pierreuses sont très répandus dans le liber du Bouleau et ordinairement de tous les arbres qui doivent vivre un grand nombre d'années.

Bien peu d'arbres ou d'arbustes sont dépourvus d'éléments sclérifiés dans leur liber secondaire ; nous citerons de ce nombre les *Ribes*, *Evonymus*, *Cornus*, *Ampelopsis* et *Aristolochia*, qui ne possèdent ni cellules scléreuses, ni fibres libériennes. Chez les *Platanus*, *Fagus*, *Ligustrum* et *Vitis*, le liber secondaire comprend des cellules sclérifiées et manque de fibres libériennes. Faisons toutefois remarquer en passant que certaines cellules sclérifiées du liber secondaire sont allongées comme les fibres et qu'elles constituent la transition naturelle entre les cellules scléreuses courtes et les fibres libériennes. Les longues cellules scléreuses du *Vitis vinifera* sont précisément dans ce cas.

Dans le liber secondaire d'un assez grand nombre de plantes, on trouve à la fois des cellules scléreuses et des fibres libériennes ; c'est le cas des *Sambucus*, *Ulmus*, *Liriodendron*, *Berberis*, *Tilia*, *Juglans*, etc.

(1) J. Moeller, *loc. cit.*

Enfin, lorsque le liber mou alterne avec des couches concentriques de fibres libériennes, ces fibres sont remplacées au niveau des rayons médullaires internes par des cellules scléreuses courtes et pourvues de nombreuses ponctuations, surtout sur leurs faces tangentielles; cette disposition assure la conductibilité des rayons dans le sens radial.

C. FIBRES LIBÉRIENNES.

Les *fibres libériennes* sont des éléments allongés, généralement fusiformes, et plus ou moins lignifiés.

Quand les fibres accompagnant le liber se trouvent isolées ou réunies par groupes à l'intérieur même du liber et qu'elles sont entourées par du liber mou contenant des tubes criblés, comme les fibres qui sont disposées par couches concentriques dans le liber du Tilleul, rien n'est plus légitime que de leur appliquer la dénomination de fibres libériennes; mais, si au contraire on ne les trouve qu'à la face externe du faisceau, formant un arc de soutien entre l'endoderme et le liber mou, il est le plus souvent impossible de décider si elles appartiennent au liber ou au péricycle. — Pour M. Vesque (1), ce sont toujours des fibres libériennes, car il ne mentionne pas l'assise périphérique distinguée par M. Van Tieghem (2). Pour M. Morot (3), qui étudiait spécialement le péricycle, la plupart de ces fibres externes appartiennent au péricycle. Il faudrait, pour décider dans tous les cas si les fibres appartiennent véritablement au péricycle ou au liber, faire une étude attentive du développement. Nous n'avons pu entreprendre cette étude, qui nous aurait entraîné loin du cadre de notre travail; les quelques observations que nous avons pu recueillir à ce sujet ne sont pas suffisantes pour étayer une opinion et nous réservons cette question pour un mémoire ultérieur.

(1) Vesque, *loc. cit.*

(2) Van Tieghem, *Ann. sc. nat.*, 5^e série, t. XVI, p. 111 et *Bull. Soc. bot.*, t. XXIX, p. 280.

(3) Morot, *Recherches sur le péricycle* (*Ann. sc. nat.*, 1885),

Cependant il est un fait sur lequel nous ne pouvons manquer d'insister. Si on désigne sous le nom de fibres libériennes, comme le fait M. Vesque, les fibres extérieures au liber, et comme l'indique aussi M. Sachs dans sa figure d'un faisceau de Ricin, il faudra admettre que le péricycle n'est pas continu quand certaines de ces fibres confinent directement à l'endoderme (Ricin); ou bien il faudra renoncer à trouver une limite entre le péricycle et le liber, puisque les deux tissus seront formés de fibres identiques.

Allons plus loin; si on appelle fibres libériennes les fibres constituant un arc de soutien autour du liber mou des faisceaux chez les Monocotylédones, il deviendra matériellement impossible de tracer la délimitation entre les fibres ligneuses et les fibres libériennes quand le faisceau tout entier sera entouré par une gaine fibreuse (Maïs). On pourra être conduit ainsi à désigner sous le nom de fibres libériennes les fibres accompagnant les vaisseaux du bois. M. Duchartre (1) dit : « Outre les fibres libériennes normales, qui se trouvent dans la portion corticale du faisceau, on en voit aussi fréquemment dans sa portion ligneuse, au voisinage de la moelle. » Et M. Chatin prend la peine de distinguer plusieurs cas de répartition anormale des fibres libériennes. D'après ce botaniste : 1° chez quelques plantes, ces fibres manquent dans la région corticale et se montrent uniquement dans le système ligneux (*Petasites*); 2° assez souvent on les observe à la fois dans l'écorce et dans le bois (*Piper*, *Medicago*, *Ulex*). On avouera qu'il est absolument inutile de créer des noms pour désigner les différents tissus qui entrent dans la constitution d'un organe, si on doit pousser la fantaisie jusqu'à donner le nom de fibres libériennes aux fibres du bois.

Pour éviter les inconvénients d'une terminologie aussi élastique, nous proposons de réserver le nom de *fibres libériennes* aux fibres emprisonnées dans le tissu libérien et d'appeler *fibres extra-libériennes* celles qui constituent par

(1) Duchartre, *Éléments de botanique*, 3^e édition, p. 234.

leur réunion des zones plus ou moins étendues à la surface du liber.

Les fibres extra-libériennes se rencontrent très fréquemment à la surface externe du liber, dont elles paraissent être le tissu de soutien. Rassemblées habituellement en un arc à la face externe du liber chez les Dicotylédones, elles constituent souvent par la réunion de ces arcs un anneau mécanique extra-libérien; mais cet anneau, qui paraît continu à un examen superficiel, se montre en réalité formé d'arcs séparés, au niveau des rayons médullaires, par des cellules scléreuses très riches en ponctuations.

Chez les Monocotylédones cette zone fibreuse entoure complètement le faisceau libérien, excepté dans la partie qui confine au bois. Parfois (1) ces fibres pénètrent au milieu du faisceau pour y former une sorte de rayon (*Calamus*); ou bien ce sont les bandes fibreuses latérales qui envoient dans le liber des prolongements formant par leur réunion une couche tangentielle (*Dioscorea*, *Tamus*); enfin dans les grosses branches de *Dioscorea Batatas* les deux modes de pénétration de l'assise fibreuse se rencontrent en même temps et chaque faisceau libérien se trouve alors divisé en quatre groupes.

Les fibres extra-libériennes, souvent bien développées dans les organes aériens, manquent complètement ou ne se développent que fort peu dans les tiges souterraines, comme l'a montré M. Costantin (2) pour le Ricin, la Ronce, le Lupin et le Pois chiche; enfin dans la racine on n'en a pas rencontré jusqu'ici.

Quant aux fibres libériennes, elles sont rares dans le liber primaire, où on les rencontre notamment dans la racine des Légumineuses, des Malvacées, etc. (3). Elles se développent, au contraire, fréquemment dans le tissu libérien secondaire.

(1) Van Tieghem, *Traité de bot.*, 1^{re} édition, p. 753.

(2) Costantin, *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines* (*Ann. sc. nat.*, 1883).

(3) Van Tieghem, *Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées* (*Ann. des sc. nat.*, 7^e série, VII, 1888).

Presque toujours les fibres libériennes sont groupées en faisceaux ; on en trouve bien quelques-unes qui sont isolées (*Morus alba*) ; mais à côté il en existe d'autres qui sont fasciculées. Chez le *Didymeles* seulement j'ai trouvé des fibres isolées, à section arrondie et disséminées en grand nombre dans le liber. L'examen de quelques plantes possédant des fibres libériennes dans leur liber secondaire va nous renseigner sur les différentes dispositions que ces fibres peuvent affecter.

Morus alba. — Les fibres libériennes, isolées ou groupées en faisceaux comprenant deux, trois, quatre fibres et même plus, sont disséminées à peu près sans ordre dans le liber (longueur, 4 millimètres ; diamètre, 8 à 24 μ).

Ulmus effusa. — Les fibres libériennes sont disposées en couches concentriques séparées par du liber mou et interrompues au niveau des rayons médullaires ; chacune de ces couches comprend cinq ou six assises de fibres ; avec un peu d'attention on peut encore constater la disposition radiale de ces fibres (longueur, 1^{mm}, 5 et plus). Presque toutes les cellules de parenchyme confinant à ces couches de fibres contiennent un cristal simple.

Cette disposition des fibres en couches concentriques interrompues au niveau des rayons médullaires se rencontre chez un grand nombre de plantes, parmi lesquelles nous citerons les *Tilia*, *Vitis*, *Ulmus fulva*, *Castanea vesca*, *Citrus Aurantium*, *Acer Pseudoplatanus*, *Juglans nigra*, Malvacées, Diptérocarpées, *Leitneria floridana*, etc.

La disposition des fibres libériennes en couches nettement concentriques est un caractère assez constant chez certaines familles ; il a permis par exemple de séparer des Castanéacées auxquelles M. Baillon l'avait réunie, la tribu des Leitnériées, et, précisément, la découverte de canaux sécréteurs à la pointe interne des faisceaux a confirmé cette séparation (1).

(1) Van Tieghem et Lecomte, *Bull. Soc. bot.*, 1886. Le *Didymeles*, que M. Baillon place avec les Leitnériées, ne peut être conservé dans cette tribu, car il a des fibres isolées (voy. plus haut), et de plus il manque de canaux sécréteurs. Ce deuxième caractère vient confirmer la valeur du premier.

Au point de vue de leur trajet, les faisceaux de fibres décrivent assez souvent une ligne onduleuse et ces lignes onduleuses se rejoignent latéralement par leurs parties convexes. Cette disposition peut être facilement constatée sur des sections tangentielles du liber des divers *Tilia*; elle n'est pas signalée dans l'important chapitre consacré par M. de Janczewski (1) à l'étude du liber chez le *Tilia parvifolia*. Ce qu'il y a de plus important dans l'étude des fibres libériennes, c'est qu'elles diffèrent parfois notablement des fibres extra-libériennes par leur forme et par leurs caractères microchimiques.

Chez le *Leitneria floridana* les fibres libériennes sont plus larges et moins épaissies que les fibres extra-libériennes.

Les fibres libériennes du *Tilia heterophylla* présentent le même caractère. Le rapport des diamètres est environ $\frac{2}{3}$. De plus, les fibres libériennes sont habituellement moins lignifiées que les fibres extra-libériennes et présentent, par conséquent, une coloration moins intense que ces dernières, sous l'action des colorants habituels du ligneux. Dans les tiges de *Glycine sinensis*, le liber nettement stratifié rappelle assez bien celui du liber de *Tilia* par sa disposition générale sur une section transversale; les fibres libériennes sont de plus faible diamètre que les fibres extra-libériennes; mais, ce qui est plus remarquable, les premières se colorent en rose (cellulose) par le chlorure de calcium iodé, tandis que les fibres extra-libériennes prennent une coloration jaune identique à celle des tissus lignifiés traités de la même façon. Cependant les fibres de cette dernière catégorie qui confinent au liber acquièrent une coloration semblable à celle des fibres libériennes vraies.

L'action du chlorure d'aluminium iodé fournit les mêmes résultats; ce réactif communique une coloration jaune aux fibres extra-libériennes et une coloration violette aux fibres libériennes. Cette différence ne peut être attribuée qu'à la

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 135 et suiv.

nature du milieu spécial dans lequel se développent ces fibres. En effet, les éléments qui les entourent sont généralement très riches en substances albuminoïdes ; mais ils sont privés d'amidon ou n'en contiennent qu'une faible proportion, tandis que les fibres extra-libériennes confinent au parenchyme ou à l'endoderme qui en sont abondamment fournis.

Les fibres libériennes n'ont évidemment qu'un rôle mécanique, car leur contenu est extrêmement réduit et l'épaisseur même de leurs parois se prêterait mal à des échanges avec les éléments qui les entourent. Cependant, quand elles ont une paroi peu épaissie, comme chez la Vigne, les *Coleonema*, etc., elles participent peut-être dans une faible mesure à la conduction de certaines substances. Cette hypothèse, émise par M. Vesque (1), aurait besoin d'être confirmée par l'observation.

D. APPAREILS SÉCRÉTEURS DE DIVERSES FORMES ET LATICIFÈRES DANS LE LIBER.

L'étude des canaux sécréteurs formés aux dépens du liber peut offrir un certain intérêt, car les notions que nous avons déjà acquises sur la nature même du tissu libérien nous l'ont montré dépourvu de méats et par conséquent très peu propre à permettre le développement des canaux sécréteurs. Quand il se présente des formations de cette nature dans une couche libérienne un peu épaisse, on peut être presque toujours assuré que les canaux sécréteurs sont localisés dans une zone de parenchyme dépourvue de tubes criblés. Je n'ai pas eu la prétention de passer en revue toutes les plantes des diverses familles chez lesquelles on a signalé, à tort ou à raison, des canaux sécréteurs appartenant en propre au tissu libérien ; les quelques exemples qui suivent suffiront pour fixer les idées à cet égard.

Hedera Helix. — Des canaux sécréteurs ont été signalés par

(1) Vesque, *loc. cit.*

M. Trécul (1) d'abord, puis par M. Van Tieghem (2) dans le liber primaire et secondaire de la tige et des feuilles chez les Araliacées. Dans un deuxième mémoire, M. Van Tieghem (3) a établi que ces canaux appartiennent au péricycle et non pas au liber primaire, comme il l'avait cru tout d'abord avec M. Trécul.

Mes propres observations me permettent de me ranger à cette deuxième manière de voir pour ce qui concerne le liber primaire du *Hedera Helix*; les canaux sécréteurs sont localisés dans une zone de parenchyme extérieure à la région qui contient les tubes criblés; que cette zone reçoive ou non la dénomination de péricycle, elle ne possède ni les tubes criblés ni la nature collenchymatoïde caractéristiques du liber; des méats et par conséquent des canaux sécréteurs peuvent s'y produire facilement. Quand ces canaux pénètrent dans l'épaisseur de la couche libérienne, ils sont toujours éloignés des tubes criblés et localisés dans une couche de parenchyme interposée entre les îlots de vrai liber.

Aralia racemosa. — Le liber secondaire de la racine présente une grande extension, mais ne possède qu'un petit nombre de tubes criblés disséminés dans de petits îlots qu'entoure un parenchyme, libérien, il est vrai, par son origine, mais pourvu de méats comme le parenchyme de l'écorce ou de la moelle. Les canaux sécréteurs ne contractent, par conséquent, aucune relation avec les tubes criblés dont ils se trouvent toujours éloignés.

Rhus Toxicodendron (4). — Au commencement de la deuxième année, la tige de cette plante contient dans son liber des canaux sécréteurs de deux sortes; les uns, les plus larges, se trouvent localisés à la face interne des arcs fibreux extra-

(1) Trécul, *Comptes rendus*, 1867, t. LXIV, p. 886, et 990 et *Ann. sc. nat.*, 5^e série, t. VII, p. 54.

(2) Van Tieghem, *Recherches sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. sc. nat.*, 5^e série, t. XVI).

(3) *Id.*, *Deuxième Mémoire* (*Ann. sc. nat.*, 1885).

(4) Van Tieghem, *loc. cit.*

libériens ; les autres sont disposés sur un cercle dans l'épaisseur même du liber. Les premiers appartiennent vraisemblablement au péricycle et non pas au liber ; ceux de la deuxième catégorie appartiennent à une zone de parenchyme interposée entre deux couches de vrai liber et ne possédant pas de tubes criblés ; par leur situation ils appartiennent au liber ; mais le parenchyme dans lequel ils se trouvent localisés ne présente pas les caractères habituels et la nature collenchymatoïde du parenchyme libérien accompagnant les tubes criblés.

Pour ce qui concerne les canaux oléifères des Composées, on sait qu'ils ne se rencontrent jamais dans le liber primaire de la tige. M. Vuillemin (1) mentionne cependant une exception concernant l'*Ambrosia trifida* ; mais ni l'examen des figures qui accompagnent son travail ni les observations que j'ai pu faire de mon propre côté n'ont pu me convaincre de la réalité de cette exception, car ces canaux sont directement appuyés contre l'assise fibreuse extra-libérienne ; le fait que les éléments, aux dépens desquels ils prennent naissance, sont en concordance avec le liber, ne prouve pas qu'ils appartiennent à ce tissu, car dans le liber primaire les éléments sont disposés sans ordre.

Comme on peut le voir par les quelques exemples qui précèdent, le liber primaire ne contiendrait pas de canaux sécréteurs ; quant au liber secondaire, ceux qu'il possède sont localisés dans des couches uniquement formées de parenchyme, interposées entre les couches du vrai liber pourvu de tubes criblés.

Les *cellules sécrétrices isolées* sont beaucoup plus fréquentes dans le liber que les canaux sécréteurs. Rien ne s'oppose, en effet, à leur formation. M. Trécul (2) et M. Vesque (3) en citent de nombreux exemples ; nous ne croyons pas devoir nous arrêter sur ce sujet.

Quant aux *laticifères*, on les rencontre dans le liber secon-

(1) P. Vuillemin, *Tige des Composées*, p. 129.

(2) Trécul, *Comptes rendus*, 1865, et *Ann. sc. nat.*, t. IV, p. 378.

(3) Vesque, *loc. cit.*

daire des Campanulacées, Morées, Lobéliacées et de certaines Composées.

La croyance très répandue que les plantes grasses et les plantes à suc laiteux possèdent des tubes criblés plus petits et moins nombreux que les autres plantes ne me paraît pas fondée; elle a déjà été mise en doute par M. Vuillemin (1), pour ce qui concerne la tige des Composées. Il n'est pas rare, en effet, de rencontrer dans cette famille, chez des plantes à suc laiteux, des tubes criblés tout aussi larges que chez d'autres plantes voisines dépourvues de latex. La Lampsane, par exemple, bien que très riche en latex, possède de très beaux tubes criblés.

M. Van Tieghem (2), contrairement à l'opinion de de Bary, professe que le liber primaire est dépourvu de laticifères. M. Vuillemin se range à son avis; les deux exceptions que signale ce dernier auteur concernant les Composées à faisceaux libériens médullaires et certaines tiges de *Hieracium Pilosella* ne me paraissent pas devoir être maintenues. Les laticifères qu'il a observés s'étalant à la surface du liber interne, appartiennent bien au parenchyme médullaire et non pas au liber primaire.

En résumé, le liber primaire ne possède habituellement que des cellules sécrétrices; quant aux canaux sécréteurs et laticifères, on les rencontre surtout dans le liber secondaire, mais jamais ils ne se trouvent en contact direct avec les tubes criblés.

CHAPITRE III

LES TUBES CIBLÉS ET LES CELLULES-COMPAGNES

A. DIFFÉRENTS TYPES DE TUBES CIBLÉS.

Les tubes criblés, arrivés à leur taille définitive, affectent tous la forme de tubes cylindriques (*Cucurbita*) ou de prismes

(1) Vuillemin, *loc. cit.*

(2) Van Tieghem, *loc. cit.*

(Papilionacées ligneuses), terminés par des faces perméables ou même perforées sur une partie de leur étendue.

Suivant la constitution et la direction plus ou moins transversale de ces cloisons terminales, on peut distinguer deux types extrêmes parfaitement nets, mais entre lesquels nous trouverons tous les intermédiaires. Ces deux types, reconnus par les premiers observateurs du liber, sont représentés par les tubes criblés de la Courge et par ceux de la Vigne (1).

1° *Type Courge*. — Les tubes criblés sont réunis bout à bout (fig. 2, pl. XXI) par des cloisons complètement transversales ou très peu obliques, transformées en cribles dans toute leur étendue ou sur une partie seulement de leur surface (Russow). Dans le corps de la même plante on pourra d'ailleurs rencontrer les deux formes; la distinction établie par M. Russow n'a donc qu'une importance très secondaire.

A ce type appartiennent la plupart des Monocotylédones et les Dicotylédones herbacées. Un certain nombre de Dicotylédones ligneuses ou sous-ligneuses possèdent aussi des cloisons à un seul crible.

Aux exemples cités par MM. Russow et de Janczewski, j'ajouterai : les Orchidées, les Bignoniacées, les *Rosa*, *Rubus* et *Spiræa*, parmi les Rosacées, les *Ampelopsis humulifolia*, *Cissus quinquefolia*, *Vitis canescens*, *Ulmus effusa*, Morées, Artocarpées, Berbéridées, Cornées, Sterculiacées, Malpighiacées, Rhamnées, Amygdalées, Papilionacées, Verbénacées, Aristolochiées, *Asclepias*, *Buxus*, *Pistacia*, *Ailantus glandulosa*, etc., etc.

Je fais rentrer dans le type Courge les tubes courts des Papilionacées, dont les cloisons terminales sont adossées en toit, la plus grande étant généralement transformée en crible.

Comme nous aurons l'occasion de le montrer bientôt, le

(1) Schacht (*Der Baum*, 3^e Auflage, 1860, p. 208) distingue trois formes dont les deux premières sont citées plus haut; la troisième, constituée par des éléments fusiformes, avec des cribles sur les parois radiales, concerne les Gymnospermes dont nous ne nous occupons pas dans ce travail.

liber primaire ne possède tout d'abord que des tubes appartenant au type de la Courge.

Enfin les *tubes criblés des feuilles et des pétioles ne possèdent que des cloisons transversales à un seul crible*, même quand les tubes de la tige et de la racine appartiennent au type de la Vigne. Nous reviendrons plus loin sur ce caractère particulier du liber des feuilles.

2° *Type Vigne*. — Les tubes criblés de la Vigne sont terminés par des cloisons dirigées très obliquement et pourvues de plusieurs cribles (fig. 39, pl. XXIII). Le nombre des cribles réunis ainsi côte à côte sur une même plage peut varier de deux à dix et même davantage.

Vues de face, les cloisons pourvues de plusieurs cribles peuvent se présenter avec deux dispositions différentes, soit que les cribles soient séparés les uns des autres par des bandes transversales (fig. 46, pl. XXIII), soit au contraire que ces bandes cellulosiques soient dirigées obliquement et découpent sur la cloison des sortes de triangles occupés par les cribles (*Carya juglandifolia*, Smilacées, *Quercus*, etc.) (fig. 47, pl. XXIII).

A ce type appartiennent la plupart des plantes franchement ligneuses. Citons les Casuarinées, Bétulacées, Corylacées, *Quercus*, *Castanea*, *Platanus*, Salicinées, Caprifoliacées, Tiliacées, Acérinées, Juglandées, etc., etc.

J'ai déjà eu l'occasion de signaler ce fait remarquable que le liber primaire des plantes appartenant au type de la Vigne possède des tubes analogues à ceux de la Courge. Bien mieux, le liber secondaire de ces mêmes plantes peut présenter les deux types réunis. Chez la Vigne ordinaire (*Vitis vinifera*), M. de Janczewski a déjà signalé des cloisons transversales à un seul crible à côté d'autres fortement inclinées et possédant plusieurs cribles. M. Russow fait remarquer avec raison que cette particularité n'est pas aussi rare que paraît le croire M. de Janczewski. Pour ma part, j'ai pu constater maintes fois ce fait non seulement chez la Vigne, mais encore chez le Til-

leul, la Vigne-vierge (fig. 40, pl. XXIII, *a*) et chez la plupart des Amentacées.

Les plantes herbacées elles-mêmes sont susceptibles de présenter les deux formes réunies. Chez le *Cucurbita maxima*, par exemple, j'ai trouvé des tubes appartenant très nettement au type de la Vigne.

La tige du *Rubus tomentosa* présente réunis les deux types de tubes criblés avec tous les intermédiaires; il en est de même pour le *Cissus quinquefolia*.

Des plantes très voisines, appartenant au même genre, peuvent d'ailleurs posséder des tubes de deux types différents; il en est ainsi pour les diverses espèces du genre *Vitis*, dont les unes appartiennent par leur liber au type *Vitis vinifera* et les autres au type de la Courge. De plus, les *Cissus* et *Ampelopsis*, appartenant comme la Vigne à la famille des Vitées (Van Tieghem), ne possèdent guère que des tubes criblés du type Courge.

Comme on le voit par l'exposé qui précède, la répartition dans le règne végétal des deux formes principales de tubes criblés se montre des plus irrégulières, et on comprend qu'il est presque impossible de se servir de ce caractère histologique pour fixer les affinités des plantes, puisque dans le même organe on peut trouver les deux types réunis, et que, d'autre part, des espèces très voisines, appartenant au même genre, ou des genres voisins compris dans la même famille, peuvent posséder des tubes criblés de types différents.

Enfin, nous avons constaté, en suivant le développement des tubes criblés chez la Vigne et le Tilleul, que les tubes appartenant au liber secondaire possèdent tout d'abord des cloisons transversales à un seul crible; puis, que ces cloisons s'inclinent peu à peu, s'allongent, et finissent par devenir très obliques dans les tubes arrivés à leur complet développement. En même temps le crible, d'abord unique, s'étend, se fragmente en plusieurs cribles séparés par des bandes de cellulose, et le nombre des ponctuations augmente. Cette transformation progressive trouvera son explication plus loin quand

nous traiterons du développement des ponctuations des cribles. Nous devons nous contenter pour le moment de signaler en passant ce fait important; il serait tout à fait inexplicable si on voulait se contenter des théories émises successivement par MM. Wilhelm, de Janczewski et Russow sur le développement des cribles; au contraire, rien ne sera plus naturel que l'explication que nous en donnerons plus loin quand nous aurons exposé les points principaux de la nouvelle théorie à laquelle nous avons été conduit par l'observation de plusieurs faits qui avaient échappé à nos devanciers.

B. GENÈSE ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES TUBES CRIBLÉS ET DES CELLULES-COMPAGNES.

Les tubes criblés et les cellules-compagnes ont toujours une origine commune et leur étude ne saurait être séparée.

Une cellule procambiale (liber primaire) ou cambiale (liber secondaire) se divise en deux éléments par une cloison longitudinale; l'un des éléments ne se divise plus et fournit le tube criblé; l'autre élément constitue la cellule-compagne : celle-ci peut rester simple ou se diviser encore pour fournir plusieurs cellules-compagnes accolées au tube criblé dont elles partagent l'origine.

Cellules-compagnes. — Les cellules-compagnes ne se rencontrent pas dans le liber de toutes les plantes et il est remarquable de constater qu'elles font défaut chez les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes (de Janczewski, Russow). Dans ces deux groupes de plantes, les tubes criblés ne sont séparés que par du parenchyme libérien et les tubes criblés se forment directement aux dépens des cellules primitives au lieu d'être des cellules-filles.

Chez les Angiospermes, j'ai rencontré des cellules-compagnes dans le liber de la plupart des plantes étudiées. Comme elles ne possèdent pas toujours une longueur égale à celle des tubes qu'elles accompagnent (*Vitis vinifera*, *Cucurbita Pepo*), une section transversale opérée dans un faisceau libérien peut

ne pas intéresser la cellule-compagne d'un tube ; il ne faudrait pas en conclure que ce tube est dépourvu de cellule-compagne, car on ne manquerait pas de la rencontrer dans une autre section intéressant une autre partie de la longueur du tube.

Pour affirmer avec une entière certitude qu'un élément voisin d'un tube criblé est bien véritablement une cellule-compagne, il faut avoir surpris sur le fait le cloisonnement longitudinal de la cellule dont elle provient. Nous n'aurons pas la témérité d'avancer que nous avons pu toujours suivre ce développement. Pour reconnaître les cellules-compagnes, pour les distinguer du parenchyme libérien qui les entoure, il est donc nécessaire de recourir à d'autres criteriums dont les principaux sont les suivants :

1° Dans les tiges, les racines et même les pétioles, les cellules-compagnes ont toujours une section plus petite que celle des tubes criblés et que celle des éléments du parenchyme libérien. C'est ce fait qui donne au liber l'aspect irrégulier que nous avons signalé dans un chapitre précédent ;

2° La cloison qui sépare la cellule-compagne du tube criblé au sort duquel elle se trouve liée, paraît souvent sur une section transversale découper un segment du tube ;

3° La cloison qui sépare une cellule-compagne d'un tube criblé porte souvent de nombreuses ponctuations ; dans tous les cas elle présente une épaisseur fort irrégulière ;

4° Le contenu des cellules-compagnes se colore plus fortement que celui des cellules de parenchyme par le bleu d'aniline et résiste plus longtemps à l'action de l'hypochlorite de soude.

L'observation de ces principaux caractères permet dans la plupart des cas de reconnaître les cellules-compagnes et dispense de recourir à l'étude toujours longue et fort délicate du développement.

L'orientation de la cloison qui sépare le tube criblé d'une part et la cellule-compagne d'autre part m'a paru obéir dans la plupart des cas à une loi qui a son importance et qui peut

être formulée comme il suit, au moins pour ce qui concerne le liber secondaire :

Le cloisonnement se produit de telle façon que la cellule-compagne se trouve généralement placée entre le tube criblé d'une part, le parenchyme libérien ou un rayon médullaire d'autre part.

Dans le liber primaire, l'orientation du cloisonnement se montre très irrégulière. Mais pour ce qui concerne le liber secondaire, dont les éléments proviennent des séries de cellules issues du cambium, on trouve souvent une disposition assez régulière.

Chez les plantes à liber secondaire non stratifié mais découpé par de nombreux rayons primaires et secondaires, les cellules-compagnes sont séparées des tubes criblés par un cloisonnement radial et on les trouve le plus souvent entre les tubes criblés et les rayons médullaires (*Rubus*, *Ilex Aquifolium*, fig. 67, pl. XXIV, *Fraxinus longifolia*, *Carya juglandifolia*, *Catalpa syringæfolia*, *Pterocarya fraxinifolia*, *Tecoma radicans*, *Ricinus communis*, etc.).

Si le liber est stratifié (Vigne, Tilleul, etc.), on trouve, entre les rayons, des cellules-compagnes intérieures ou extérieures aux tubes criblés, dont elles sont séparées par des cloisons plus ou moins tangentielles ; au contraire, les tubes les plus rapprochés des rayons sont séparés de ces rayons par leurs cellules-compagnes : le cloisonnement s'est produit dans une direction radiale.

Ce fait n'avait pas échappé à M. Vesque, mais il n'avait pas distingué les cellules-compagnes du parenchyme libérien.

Le cloisonnement n'est presque jamais complètement tangentiel ou radial. C'est ainsi que le liber du *Catalpa syringæfolia* présente un cloisonnement radial près des rayons médullaires, mais oblique à direction indifférente au sein des massifs libériens.

Les deux modes de cloisonnement peuvent d'ailleurs se produire en même temps, pour donner une disposition remarquable que nous avons pu observer chez la plupart des Sola-

nées et chez certaines Composées; le liber du *Lappa major* (fig. 57, pl. XXIV) offre trois types distincts, que nous allons énumérer en commençant par le plus simple :

1° Cloisonnement radial séparant une seule cellule-compagne latérale (fig. 58, pl. XXIV);

2° Cloisonnement radial comme dans le premier cas; mais la cellule-compagne est ensuite coupée en deux parties par une cloison longitudinale tangentielle (fig. 59, pl. XIXV);

3° La cellule séparée tout d'abord par un cloisonnement radial est divisée en trois parties par deux cloisons tangentielles ou un peu obliques (fig. 60, pl. XXIV).

D'après M. de Janczewski (1), les tubes criblés de l'*Aristolochia Sipho* seraient dépourvus de cellules-compagnes; ils ne dérivent cependant pas directement des cellules cambiales. Chacune des cellules se divise en deux par une cloison tangentielle; l'élément le plus externe devient un tube criblé; l'autre, plus petit, se divise transversalement en deux, trois ou quatre cellules.

M. de Janczewski établit une distinction entre ces éléments ainsi formés et les cellules-compagnes des autres Dicotylédones. Il les compare aux cellules dites cambiformes des Monocotylédones (*Phragmites*, *Typha*). Je ne crois pas, pour ma part, que cette distinction soit justifiée; on trouve en effet tous les intermédiaires entre les cellules-compagnes latérales et celles qui sont externes ou internes par rapport aux tubes criblés; les exemples de ces intermédiaires ne sont pas rares chez les *Vitis vinifera*, *Tilia parvifolia*, etc. L'origine est la même; seule l'orientation est différente. Le fait que ces cellules se divisent transversalement ne constitue pas une différence justifiant l'application d'une dénomination nouvelle, car les cellules-compagnes occupant une position latérale peuvent elles-mêmes se diviser par des cloisons transversales (*Cucurbita*, *Lagenaria vulgaris*, etc.).

Enfin le contenu de ces cellules, très riche en substances

(1) De Janczewski, *loc. cit.*, p. 151.

albuminoïdes, le développement du noyau, l'épaisseur inégale et la richesse en ponctuations de la cloison qui les sépare des tubes criblés, tous ces caractères font des cellules dites cambiformes des éléments exactement comparables aux cellules-compagnes et nous n'hésitons pas à leur appliquer cette dénomination, aussi bien pour les Monocotylédones que pour l'*Aristolochia Sipho*. Nous admettrons donc que la présence des cellules-compagnes caractérise le liber des Angiospermes.

L'étude du contenu de ces éléments se trouvera mieux à sa place dans la partie de ce travail consacrée au contenu des tubes criblés.

C. CRIBLES SUR LES PAROIS LONGITUDINALES DES TUBES.

Beaucoup de tubes criblés présentent des cribles non seulement sur leurs parois terminales, mais encore sur leurs parois longitudinales. Ce fait se présente très souvent entre les tubes criblés et les cellules-compagnes ou même certaines cellules du parenchyme libérien; c'est ce que montre la figure 61, planche XXIV, pour un tube criblé de *Rubus idæus*. L'action des chlorures iodés fait apparaître des îlots formés de bandes entre-croisées, entre lesquelles on voit des mailles très claires d'une grande finesse. De face il est souvent difficile de décider si ces mailles claires correspondent à des ponctuations; si la section passe par un de ces îlots (fig. 15 et 30, pl. XXII), on voit que la membrane est beaucoup plus mince et qu'elle est traversée de part en part par des bouchons calleux. Chez le *Cucurbita maxima* et le *Cucurbita melanosperma*, je ne crois pas qu'il existe de véritables perforations, mais seulement des mailles d'une substance spéciale interposée entre les filaments entre-croisés de cellulose.

Les îlots semblables répandus à profusion sur les parois longitudinales des cellules appartenant au parenchyme libérien des mêmes plantes présentent absolument les mêmes caractères que ceux des tubes criblés; mais, comme le contenu

de ces éléments est beaucoup moins riche en substances albuminoïdes, les réactifs iodés ne colorent pas la substance des mailles en jaune; ils les laissent presque incolores.

Chez le *Cucurbita melanosperma*, ces cribles situés sur les parois longitudinales radiales affectent une forme ovale (fig. 31, pl. XXII); au contraire ceux du *Cucurbita maxima* sont plus ou moins cunéiformes, avec des bandes transversales qui divisent quelques-uns d'entre eux en deux cribles séparés (fig. 32, pl. XXII). Cette division, qui se produit très probablement par suite de l'accroissement longitudinal des tubes, constitue un phénomène tout à fait identique à la transformation progressive des cribles simples en plages criblées.

L'existence des cribles latéraux n'est pas un caractère spécial aux plantes que nous avons citées plus haut; on rencontre des formations de cette nature chez la plupart des Dicotylédones (Vigne). De plus il existe aussi des cribles latéraux chez les Monocotylédones; le rhizome du *Phragmites communis* nous en a fourni en particulier des exemples très nets; mais ici les cribles latéraux sont beaucoup moins rapprochés et moins nombreux que chez les *Cucurbita*.

D. ANASTOMOSES A TRAVERS LES RAYONS MÉDULLAIRES.

M. Wilhelm a déjà signalé des anastomoses reliant les îlots libériens à travers les rayons médullaires de la Vigne. M. Russow dit en avoir observé aussi chez le *Quercus pedunculata*. Nous pouvons confirmer ce fait pour la Vigne et nous ajouterons qu'il en existe aussi chez les *Rubus*. Les anastomoses de la Vigne (*Vitis vinifera*, *V. Labrusca*, *V. cecubensis*, *V. amurensis*) sont particulièrement intéressantes. Chaque tube (fig. 40, pl. XXIII) présente la longueur d'une cellule de parenchyme; mais ce qu'il y a surtout de remarquable, c'est que chacun de ces tubes présente une et souvent deux cellules-compagnes découpées dans la cellule mère dont le contour se montre encore très nettement. Il se développe d'ailleurs un cal absolument analogue à celui des cribles ordi-

naires. Enfin, dans les cellules voisines se rencontrent encore des cristaux d'oxalate de chaux (fig. 40, pl. XXIII), comme dans les files longitudinales de cellules qui accompagnent les tubes criblés ordinaires.

E. RÉPARTITION GÉNÉRALE DU LIBER.

La répartition générale du liber a été traitée assez longuement par M. Dippel (1) et par MM. Vesque (2) et Hérail (3), pour qu'il soit inutile de revenir ici sur ce mode de répartition. Tout ce que nous aurons l'occasion de dire pour le liber externe s'appliquera au liber interne, quand il en existe un.

Pour ce qui concerne l'arrangement et la disposition des tubes criblés dans le liber, on peut dire qu'il n'existe pas de règle générale chez les Angiospermes.

Presque chez toutes les plantes, les tubes criblés sont disséminés sans ordre apparent dans le parenchyme mou (fig. 4, pl. XXI). Cependant chez certaines plantes dicotylédones, le cambium fournit presque uniquement des tubes criblés associés à des cellules-compagnes. Dans ce cas, si les cellules-compagnes sont latérales, on rencontre sur une section longitudinale radiale des séries parfaitement nettes de tubes criblés, comme chez les Conifères. Cette disposition est surtout fort nette chez les divers *Impatiens* et principalement dans la tige de l'*Impatiens japonica* (fig. 61, pl. XXIV). Il en est encore de même sur le bord des rayons médullaires dans la tige des *Tilia* (fig. 53, pl. XXIV).

Chez presque toutes les autres plantes étudiées, nous avons trouvé les tubes criblés disséminés à peu près sans ordre apparent, surtout dans le liber primaire.

Une disposition remarquable se rencontre dans le liber de la tige des Solanées, Crassulacées, Cactées, etc., où les tubes sont dispersés par petits groupes dans un parenchyme libérien très

(1) Dippel, *Das Mikroskop*.

(2) Vesque, *loc. cit.*

(3) Hérail, *loc. cit.*

développé. La figure 68, planche XXIV, concernant le liber de la tige du *Datura Stramonium*, montre bien cette disposition. On peut reconnaître encore le contour général de la cellule, qui s'est divisée par une ou plusieurs cloisons longitudinales pour donner un tube criblé et une ou plusieurs cellules-compagnes.

Enfin nous ajouterons pour terminer que le liber des racines est presque toujours beaucoup plus riche en parenchyme que le liber des organes aériens (*Rubus*).

F. QUANTITÉS DE LIBER ET TAILLE DES TUBES CRIBLÉS.

Chez les Monocotylédones, la quantité de liber est toujours en rapport avec la quantité de bois contenue dans un organe, puisque chaque faisceau contient à la fois du bois et du liber et en général le développement du liber d'un de ces faisceaux se montre proportionnel au développement du bois.

Pour ce qui concerne les Dicotylédones, il est utile de ne pas confondre le développement du tissu libérien avec sa richesse en tubes criblés ; c'est ainsi que la Glycine a un liber formant une couche épaisse ; mais les tubes criblés bien caractérisés y sont petits et assez peu nombreux. La racine du *Lappa major* possède un liber développé en une couche très épaisse, mais les tubes criblés ne s'y rencontrent qu'en certains points. Au contraire, chez la Vigne, les divers *Cucurbita*, les *Lagenaria*, *Impatiens*, etc., le liber comprend surtout des tubes criblés et des cellules-compagnes avec un parenchyme très réduit.

En règle générale, plus le bois contient de vaisseaux, plus le liber contient de tubes criblés (Vigne, *Cucurbita*, *Ampe-lopsis*, etc.) ; au contraire, si le bois comprend surtout du parenchyme ou des fibres, le liber ne contient qu'un petit nombre de tubes criblés (racine de *Lappa major*).

On peut se demander aussi s'il existe une relation entre la taille des vaisseaux du bois et celles des tubes criblés. MM. Westermaier et Ambronn (1) ont constaté que chez les

(1) Westermaier und H. Ambronn, *Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen* (*Flora*, n° 27, 1881).

plantes grimpantes, les vaisseaux du bois ont un diamètre notablement plus considérable que ceux des plantes dressées. M. Hérail a confirmé ce fait pour un grand nombre de plantes; les exemples suivants sont assez instructifs à cet égard :

	Diamètre des plus gros vaisseaux.
{ <i>Clematis vitalba</i> (plante grimpante).....	90 μ
{ <i>Clematis recta</i> (plante dressée).....	50 μ
{ <i>Tecoma radicans</i> (plante grimpante).....	130 μ
{ <i>Tecoma capensis</i> (plante dressée).....	35 μ
{ <i>Aristolochia Siphon</i> (plante grimpante).....	200 μ
{ <i>Aristolochia Clematidis</i> (plante dressée)....	70 μ

Cette particularité est due évidemment à ce fait que les tiges grimpantes ou rampantes possédant un diamètre très faible relativement à la surface des feuilles, la grande taille des vaisseaux doit compenser leur petit nombre pour fournir aux organes foliaires l'eau qu'ils perdent par la transpiration.

MM. Westermaier et Ambronn ont voulu étendre ces résultats aux tubes criblés, en faisant remarquer que les plantes dont on cite généralement les tubes criblés pour leur grande taille sont précisément des plantes grimpantes ou rampantes (*Vitis vinifera*, *Cucurbita Pepo*, *Aristolochia Siphon*, etc.). Les exemples qu'ils citent sont d'ailleurs trop peu nombreux pour justifier la loi qu'ils énoncent.

M. Hérail (1) a repris cette question et les faits qu'il a observés lui paraissent infirmer les vues de MM. Westermaier et Ambronn. D'après lui les *Lonicera* et *Clematis*, quel que soit leur genre de vie, ont un liber absolument identique; de plus certaines plantes grimpantes peuvent présenter des tubes criblés très étroits, tandis que des plantes grasses (*Stapelia*), des plantes aquatiques (*Menyanthes trifoliata*), ou des rhizomes de Monocotylédones, possèdent des tubes à section relativement grande. De ces quelques faits, M. Hérail n'hésite pas à conclure que *la structure et la position particu-*

(1) Hérail, *loc. cit.*

lière des éléments libériens échappent à toute relation physiologique.

Il ne me semble pas que la conclusion de M. Hérail soit plus justifiée que celle de MM. Westermaier et Ambronn. Le fait qu'une plante est dressée, grimpante ou couchée, aérienne ou aquatique, ne domine évidemment pas toute la physiologie du végétal. Pour énoncer une conclusion générale, il eût fallu comparer les diverses conditions d'existence et les principaux caractères d'un grand nombre de plantes à liber bien connu.

Plantes polycarpiennes. — Devant fournir de nouvelles feuilles au printemps, les plantes polycarpiennes accumulent pendant l'été des réserves nutritives dans la tige (1), le rhizome ou même les racines. Quand ces réserves ont à traverser toute la tige aérienne pour s'accumuler dans les tiges souterraines ou les racines, la plante possède habituellement des tubes criblés, nombreux et bien développés. Il suffit, pour se rendre compte de ce fait, de considérer les beaux tubes criblés des *Phragmites*, *Typha*, *Menyanthes trifoliata*, *Ophrys*, *Orchis*, etc.

Pour ce qui concerne les plantes ligneuses polycarpiennes, l'accroissement en diamètre intéressant à la fois toute la longueur des tiges et des racines, il doit exister des tubes criblés nombreux et assez bien développés pour conduire dans toute la plante les substances nécessaires à cet accroissement. C'est en effet ce qu'il est facile de constater chez les diverses Amentacées. Si les feuilles sont grandes et nombreuses, la nutrition est plus active et les tubes criblés sont de plus grande taille (*Tilia*, *Æsculus*, *Juglans*, etc.). Ce caractère s'exagère encore si en même temps les tiges sont très grêles; il est alors facile de constater que le liber contient de très nombreux tubes criblés de grande taille (*Vitis*, *Cissus*, *Tecoma*, *Aristolochia*, *Rubus*, *Rosa*, etc.).

En résumé, chez les plantes polycarpiennes, les tubes criblés sont, en général, d'autant plus nombreux et d'autant mieux

(1) A. Gris, *Comptes rendus*, 26 février 1866; *Id.*, 12 mars 1866.

développés que les réserves s'accumulent dans des organes plus inférieurs de la plante, que les tiges sont plus grêles et les feuilles plus grandes et plus nombreuses.

Plantes monocarpiennes. — Ici les conditions de vie sont toutes différentes ; des réserves ne s'accumulent plus dans des organes inférieurs de la plante, mais seulement dans les fruits et les graines. La nutrition est d'autant plus active que les feuilles sont plus grandes et plus nombreuses, et cette activité se manifeste par la taille qu'acquiert la tige, aussi bien que par le nombre et la grandeur des fruits. En raisonnant ainsi, on arrive facilement à cette conclusion que, parmi les plantes monocarpiennes, celles qui se font remarquer par la grande taille de leur tige, de leurs feuilles et de leurs fruits, doivent posséder de nombreux tubes criblés, bien développés, pour conduire à destination les substances assimilées dans les feuilles. Et l'observation vient confirmer pleinement ces prévisions (*Cucurbita*, *Lagenaria*, *Ricinus*, *Impatiens*, etc.). En général on peut dire qu'une plante herbacée qui produit dans le cours de son unique année d'existence de grandes feuilles, une tige forte et noueuse, possède presque sûrement de grands tubes criblés.

Des quelques notions que nous venons d'acquérir, il paraît résulter que le développement et le nombre des tubes criblés se montrent généralement en rapport avec la surface foliaire. Or, habituellement, plus cette surface est grande, plus la plante perd d'eau par ses feuilles, et plus la circulation des liquides doit être active dans les vaisseaux du bois. On en conclura facilement que les plantes dont le bois se montre riche en vaisseaux doivent être aussi bien partagées au point de vue des tubes criblés, et réciproquement. Ainsi, chez les *Vitis*, *Cucurbita*, *Catalpa*, *Ampelopsis*, *Ricinus*, etc., le bois se montre très riche en vaisseaux et le liber en tubes criblés. Chez les *Senecio crassifolia*, *Tanacetum vulgare*, *Lappa major* (racine), le bois est pauvre en vaisseaux ; aussi le liber contient-il relativement peu de tubes criblés.

Au point de vue de la taille des tubes criblés et surtout de

leur diamètre, MM. Westermaier et Ambrohn ont cru pouvoir avancer que les plantes grimpantes et couchées possèdent les plus gros tubes criblés. Comme nous l'avons déjà dit, il ne nous paraît pas légitime de donner la prédominance à ce facteur. Le nombre et la grandeur des feuilles, la quantité de liber contenue dans la tige, le lieu d'élection des réserves, la taille et les affinités de la plante doivent aussi entrer en ligne de compte. Nous pouvons dire, en règle générale, que les tubes criblés possèdent un diamètre d'autant plus grand que les vaisseaux du bois sont eux-mêmes plus gros. Le tableau suivant montre cette relation chez quelques plantes pourvues de gros vaisseaux :

NOMS DES PLANTES	DIAMÈTRE des PLUS GROS VAISSEAUX du bois	DIAMÈTRE DES PLUS GROS TUBES CRIBLÉS
<i>Cucurbita melanosperma</i>	230 μ	40-50 μ
<i>Vitis vinifera</i>	140 μ	36 μ
<i>Vitis cecubensis</i>	118 μ	28 μ
<i>Impatiens japonica</i>	117 μ	23 μ
<i>Ricinus communis</i>	95 μ	38 μ
<i>Catalpa syringæfolia</i>	75 μ	23 μ
<i>Tecoma radicans</i>	66 μ	32 μ

Cette relation n'existe pas pour les Papilionacées. Leurs tubes criblés restent très petits, quelle que soit d'ailleurs la taille des vaisseaux du bois (*Glycine*). Il existe peut-être une relation entre cette particularité et la propriété curieuse que présentent ces plantes, de développer sur leurs organes souterrains des tubercules spéciaux, sortes de fabriques de matières albuminoïdes, qui dispenseraient la tige de porter dans ces organes souterrains les matières albuminoïdes nécessaires à leur accroissement.

En résumé, s'il n'est pas légitime de conclure, avec MM. Westermaier et Ambrohn, qu'en règle générale les plantes grimpantes possèdent les plus gros tubes criblés, il n'est pas non plus possible d'admettre la conclusion négative

formulée par M. Hérail. Nous nous trouvons en présence d'un problème complexe à données multiples; parce qu'on n'a tenu compte que de quelques-unes de ces données et que la solution complète du problème nous a échappé jusqu'ici, ce n'est pas une raison pour méconnaître la possibilité de trouver un jour cette solution.

G. LE LIBER DES FEUILLES.

Les principales recherches entreprises jusqu'à ce jour sur la structure du liber n'envisagent guère que le liber des tiges, des rhizomes et des racines. Le liber des feuilles a généralement été écarté de ces recherches. La difficulté devient d'ailleurs plus grande, car les tubes criblés des feuilles sont généralement beaucoup plus petits que ceux de la tige ou des racines. Cependant la bibliographie botanique possède sur ce sujet un travail entrepris par M. Alfred Fischer (1) et qui porte sur un ensemble d'environ soixante plantes. L'auteur s'est principalement proposé de fixer nos connaissances sur le mode de terminaison des faisceaux libériens dans les feuilles. Il a trouvé que dans les nervures des feuilles, le diamètre des cellules-compagnes diminue en même temps que celui des tubes criblés, mais que ce décroissement est plus rapide pour les tubes criblés que pour les cellules-compagnes. Nous avons constaté, comme M. Fischer, que les éléments accompagnant les tubes criblés dans les fines nervures des feuilles sont plus développés que les tubes; mais nous ne saurions affirmer que ce sont des cellules-compagnes, car il faudrait pour cela suivre le développement. M. Fischer ne dit pas avoir étudié le cloisonnement des éléments générateurs des tubes criblés; nous ne saurions donc accueillir les faits qu'il avance qu'avec une certaine réserve.

Les observations que nous avons à signaler sont peu nombreuses, car le liber des feuilles nous a paru d'une désolante

(1) Fischer, *loc. cit.*

monotonie. Ces faits peuvent être résumés de la façon suivante :

1° Quelle que soit la forme des tubes criblés dans la tige et dans la racine, ceux des feuilles (limbe et pétiole), appartiennent toujours au type de la Courge (fig. 55, pl. XXIV).

Nous avons constaté ce fait dans toutes les plantes étudiées (voy. Russow, p. 205) et particulièrement chez les *Vitis*, *Tilia* et les diverses Amentacées. Même dans les cas de complication extrême des tubes criblés (*Quercus*), on trouve toujours dans les feuilles des cloisons terminales à un seul crible, transversales ou du moins peu inclinées. Les cloisons présentent déjà ce caractère dans les traces foliaires et la conservent dans toute la longueur de l'organe (Vigne) ;

2° Le liber des feuilles est toujours plus développé par rapport au bois que celui des tiges, et celui-ci plus que celui des racines ;

3° Relativement à l'extension des faisceaux libériens, les tubes criblés sont en plus grand nombre que dans les autres organes de la plante ;

4° L'inégalité des cloisons séparant les tubes criblés des cellules-compagnes est surtout manifeste dans le liber des feuilles (*Quercus*) ;

5° Il se développe des plaques calleuses à l'automne sur les cribles des feuilles et ce cal persiste dans les feuilles tombées ; ce fait tend à démontrer que le cal ne peut être considéré comme une substance de réserve.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES PAROIS CIBLÉES

Comme on a pu le voir dans la partie historique de ce travail, le développement des cribles n'est pas décrit de la même façon par MM. Wilhelm (1), de Janczewski (2)

(1) Wilhelm, *loc. cit.*, p. 198.

(2) De Janczewski, *loc. cit.*, p. 130 et suivantes.

et Russow (1) (voy. p. 202). Pour les deux premiers, la cloison destinée à devenir un crible se montre d'abord complètement lisse et *formée uniquement de cellulose*. Puis elle se couvre de petits mamelons réfringents symétriques de chaque côté de la membrane; ces mamelons grossissent rapidement et se rapprochent les uns des autres; le chloro-iodure de zinc les colore en *brun*. A ce moment le réseau cellulosique serait recouvert d'une couche de substance calleuse (substance des mamelons) si mince que les réactifs ne peuvent encore révéler sa présence; puis les mamelons calleux se dissolvent et laissent les mailles à découvert; enfin, la cloison se perce aux points tout d'abord occupés par les mamelons et les deux éléments voisins se trouvent être en communication.

En résumé, MM. de Janczewski et Wilhelm admettent que la cloison, d'abord cellulosique dans toute son étendue, n'est pas ponctuée avant le développement des mamelons calleux et que ceux-ci proviennent d'une modification locale de la cellulose.

Quant à M. Russow, il a été conduit par ses recherches à une conclusion toute différente, mais que M. de Janczewski avait déjà adoptée à la suite de ses premiers travaux. M. Russow s'exprime de la façon suivante: « La portion de membrane qui doit plus tard se transformer en un crible *est déjà ponctuée avant l'apparition du cal*; la substance calleuse se sépare dans ses petites dépressions, mais *non par la transformation de la cellulose*, comme M. Wilhelm l'a affirmé avec quelques réserves et M. de Janczewski avec une entière certitude. »

M. Russow a pu voir chez la Courge la cloison pourvue de ponctuations dès avant la première apparition du cal; puis il a vu celui-ci s'établir simultanément de chaque côté de la membrane, au niveau de ces ponctuations, sous la forme de petites écuclles à contour vaguement polygonal. Il fait remarquer en

(1) Russow, *loc. cit.*, p. 198.

passant que cette forme polygonale serait inexplicable si le cal provenait d'une transformation locale de la cellulose. Enfin, la preuve la plus importante qu'il apporte à l'appui de son assertion, c'est que dans certaines plantes (Courge), le cal peut acquérir un volume dépassant plus de cent fois celui du crible sans qu'il soit possible de constater une diminution d'épaisseur de ce dernier.

M. Russow n'a pas réussi d'ailleurs à observer la dissolution de la lame de cellulose entre les deux cuvettes calleuses de chaque paire, ni la formation des filaments connectifs traversant le crible pour réunir les contenus de deux éléments voisins.

Il n'est peut-être pas inutile de discuter en passant les opinions que nous venons de résumer.

A la manière de voir énoncée par MM. de Janczewski et Wilhelm, on peut opposer les objections suivantes :

1° Si le cal est simplement la cellulose de la cloison transformée chimiquement en certains points et si la cellulose forme elle-même une couche homogène, on ne voit pas la raison pour laquelle la cellulose ne se transformerait pas en cal sur toute son étendue, ou au moins ne se transformerait pas d'une façon irrégulière ; dans cette théorie, la forme polygonale des punctuations reste donc inexplicable ;

2° Dans tous les cas observés, le réseau cellulosique ne diminue pas d'épaisseur à mesure que le cal se développe ; l'emploi des colorants de la cellulose ne laisse aucun doute à cet égard ; d'ailleurs la figure 2, planche XXI, empruntée au liber du *Cucurbita Pepo*, montre la membrane cellulosique restant intacte entre les deux plaques calleuses écartées du crible par l'action de l'alcool ;

3° M. de Janczewski n'a pu arriver à expliquer par quelle action spéciale la membrane cellulosique se trouverait transformée chimiquement en certains points de son étendue.

L'opinion émise par M. Russow ne nous paraît pas plus satisfaisante :

1° Si le cal est exclusivement formé par des dépôts prove-

nant de la différenciation du contenu des tubes, la cloison doit être complètement perforée avant le dépôt de la substance calleuse. M. Russow ne dit pas avoir observé ce fait et pour ma part je le conteste formellement ;

2° M. Russow dit seulement qu'il existe de petites dépressions se correspondant de chaque côté de la membrane cellulosique primitive ; il en résulte que la cellulose doit être remplacée par de la substance calleuse dans les points où s'établissent des perforations ; nous revenons ainsi à la manière de voir formulée par M. de Janczewski, car la cellulose ne peut évidemment disparaître sans transformation ;

3° Quoi qu'en dise M. Russow, sa théorie n'explique pas plus que celle de MM. de Janczewski et Wilhelm la forme polygonale des ponctuations.

Il m'a paru intéressant de reprendre cette étude du développement des cribles. L'examen de quelques plantes va nous permettre d'exposer une manière de voir en contradiction formelle avec celle de nos devanciers.

Cucurbita maxima. — Dans les faisceaux de la tige, les tubes criblés sont très grands et se prêteraient facilement à une étude suivie des phases successives par lesquelles passe la cloison destinée à devenir un crible. Malheureusement le peu de consistance de la tige rend les observations très délicates, car les cloisons transversales se replient généralement sous le verre de la préparation ou se présentent obliquement si les sections ne sont pas extrêmement minces.

En section transversale, la cloison m'a paru d'inégale épaisseur dès le début de l'existence du tube ; les dépressions se correspondent deux à deux de chaque côté de la membrane, mais *celle-ci n'est pas perforée de part en part*.

Par l'action du chlorure de zinc iodé, la membrane m'a paru se colorer en bleu dans toute son étendue, mais d'une façon très inégale, les points les plus colorés se trouvant être les parties saillantes de la membrane. Le chlorure de zinc iodé ne colorant bien la cellulose qu'après une action prolongée, j'ai trouvé très avantageux de le remplacer par d'autres réactifs

dont l'effet se produit immédiatement. Ces réactifs, que je dois à l'obligeance de mon ami M. Mangin, sont le *chlorure de calcium iodé* qui colore la cellulose en rose foncé et le *bichlorure d'étain iodé* qui lui communique une coloration bleu violet intense. Ces colorations se produisent encore avec une intensité beaucoup plus grande, si on a eu soin de plonger pendant quelques minutes les coupes à observer dans la solution cupro-ammoniacale (1).

A l'aide de ces deux réactifs, employés concurremment j'ai pu m'assurer qu'en réalité la cloison décrite plus haut n'est formée de cellulose que dans ses parties saillantes; le reste de la membrane ne se colore pas (fig. 21, pl. XXII); si le chlorure de zinc iodé a pu fournir un résultat différent, c'est que son action ne se produisant que très lentement, la coloration s'étend peu à peu par diffusion dans la partie non cellulosique de la membrane.

D'ailleurs par l'action du bleu d'aniline on constate facilement que la cloison se colore en bleu au niveau des dépressions. En ces points, la membrane n'est donc pas de nature cellulosique.

De face, sous l'action des chlorures d'étain et de calcium iodés, la cloison se montre formée d'un réseau de cellulose et les mailles de ce réseau ne présentent pas la coloration de la cellulose (fig. 9, pl. XXI).

A un état un peu plus avancé, les régions non cellulosiques de la cloison se gonflent et font saillie sur chacune des faces (fig. 12, pl. XXII); en même temps, le bleu d'aniline leur communique une coloration de plus en plus intense; cette coloration ne tarde pas à s'exagérer suivant l'axe de ces espèces de bouchons qui occupent les mailles de la cloison (fig. 10, pl. XXI); le contenu des deux tubes paraît alors réuni par cette bande bleue, qui envahit le bouchon de proche en proche et finit par le remplacer presque complètement. Il est facile

(1) Il est nécessaire de laver ensuite les coupes dans de l'eau additionnée d'un peu d'acide acétique avant de faire agir les réactifs colorants.

de mettre en évidence les filaments muqueux qui traversent le crible, en dissolvant celui-ci à l'aide de l'acide sulfurique. C'est ce que montre bien la figure 11, planche XXII, empruntée au liber du *Cucurbita Pepo*; la gelée interne fortement contractée se voit par transparence à travers la mince couche de protoplasme pariétal. La communication est alors largement ouverte entre les deux éléments superposés (1).

La Vigne et le Tilleul nous ont fourni les mêmes résultats.

Impatiens japonica. — L'étude du liber de la tige se prête assez facilement à l'observation des phénomènes précédant la formation des cribles. D'abord les tubes criblés ont un diamètre relativement grand, ce qui est facile à prévoir d'après la taille qu'atteignent les tiges dans le courant d'une année, aussi bien que par le diamètre considérable des vaisseaux ligneux. Une autre raison vient encore faciliter l'observation; en effet beaucoup de ces tubes sont disposés en séries radiales, de telle sorte qu'une section longitudinale radiale montre côte à côte de nombreux tubes aux phases les plus diverses de leur développement (fig. 61, pl. XXIV).

La cloison qui doit devenir un crible est ici beaucoup moins large que chez le *Cucurbita maxima* cité précédemment. Les ponctuations des tubes en pleine activité sont aussi beaucoup plus fines et beaucoup plus rapprochées. A cette différence près, les phases sont exactement identiques à celles que nous avons décrites pour l'exemple précédent.

Arrivé à sa période d'activité, le tube possède des cloisons transversales à ponctuations très fines. Or ces ponctuations observées à un grossissement suffisant se montrent formées d'une substance spéciale, différente de la cellulose, mais en

(1) Cette libre communication entre deux tubes voisins paraît indéniable si on se reporte aux nombreux exemples de filaments muqueux ou de gouttelettes passant à travers les ponctuations. Mais il faut bien remarquer que le même aspect pourrait être produit si les mailles étaient encore occupées par une membrane extrêmement ténue de substance très perméable. Chez le *Cucurbita melanosperma*, par exemple, après l'action de l'eau de Javel, j'ai cru voir une membrane extrêmement délicate, ne se colorant pas comme la cellulose et occupant les mailles des cribles.

continuité avec la cellulose du réseau qui sépare les mailles. Il semble que dans l'*Impatiens* la substance primitive des bouchons ne soit pas remplacée totalement par celle qui passe d'un élément à l'autre.

Encore un pas et nous trouverons des plantes chez lesquelles les mailles des cribles seront toujours fermées; c'est précisément le cas des Gymnospermes. Pendant la période d'activité, les cribles de ces plantes ne sont jamais ouverts. La même observation s'appliquerait bien évidemment à un grand nombre de Dicotylédones et de Monocotylédones à ponctuations extrêmement fines. La dissolution des membranes n'y laisse subsister aucun filament muqueux réunissant le contenu d'un élément à celui de l'élément voisin. Cette absence de filaments est-elle due à leur extrême ténuité, qui ne leur permettrait pas de résister au moindre tiraillement, ou bien plutôt ces filaments font-ils véritablement défaut? C'est cette dernière opinion que des observations répétées me portent à adopter de préférence. Mais en raison même de la ténuité de ces objets, il n'est pas possible de se prononcer ici avec une entière certitude.

Les faits que nous venons d'énoncer vont nous permettre d'expliquer les diverses phases de la formation des cribles. Nous décrirons tout d'abord le développement d'un crible simple, comme celui de la Courge; la fin du présent chapitre sera consacrée à l'étude de la genèse des plages criblées.

La membrane destinée à devenir un crible, comme toutes les autres membranes extrêmement jeunes, n'est pas tout d'abord constituée par de la cellulose, mais par une substance probablement de nature azotée que ne colore pas le chlorure de calcium iodé. Mais bientôt cette cloison s'incruste de cellulose; cette transformation partielle ne se produit pas sur toute la membrane; la cellulose se dispose en filaments entrecroisés limitant des mailles, les ponctuations des cribles futurs. Les filaments cellulodiques sont recouverts sur les deux faces de la membrane par la substance constituante de la cloison primitive; de plus les mailles qu'ils circonscrivent sont

occupées par cette même substance. La membrane est toujours continue, mais sa composition chimique est devenue hétérogène; l'épaisseur de la membrane est devenue plus grande dans les points qui correspondent aux filaments de cellulose.

Les contenus des deux éléments séparés par cette cloison hétérogène ne tardent pas à diffuser à travers les mailles. Celles-ci en effet, constituées par une substance probablement azotée, dans tous les cas différente de la cellulose, forment dans la membrane des îlots plus perméables que les fines bandes cellulosiques.

Si les contenus de ces deux éléments voisins sont très riches en albumine, et si, d'autre part, les mailles présentent une grande surface, l'échange osmotique qui se produit à travers ces mailles présente une grande énergie. Bientôt la substance constituante de chacune d'elles se trouve remplacée par l'albumine des tubes, suivant l'axe de l'espèce de bouchon qui remplit cette maille; puis ce courant, d'abord osmotique, devenu ensuite un véritable filament albuminoïde, traversant un canal, élargit peu à peu son chemin. A ce moment, non seulement le crible peut être traversé par le liquide épais des tubes, mais le protoplasme pariétal peut pénétrer dans les ponctuations et communiquer d'un tube à l'autre. La marche que nous venons d'esquisser est précisément applicable à la Courge. Mais la série des transformations du crible peut s'arrêter plus tôt. Chez l'*Impatiens japonica*, le courant, passant d'un tube à l'autre, ne se présente que sous la forme de filaments très ténus, situés dans l'axe des bouchons qui remplissent les mailles.

Le développement peut même s'arrêter plus tôt encore; c'est le cas des Gymnospermes et probablement aussi d'un grand nombre d'Angiospermes. Les mailles, toujours constituées par la substance primitive de la membrane, sont seulement alors des points privilégiés offrant aux échanges osmotiques d'un tube à l'autre un terrain plus favorable que le reste de la membrane.

Il nous reste à montrer que cette théorie, en complète con-

l'ornité avec les faits que nous avons énoncés plus haut, se trouve confirmée par un certain nombre d'autres considérations.

1° L'existence d'une membrane primitive non cellulosique excrétée par le protoplasme après la division du noyau a été signalée déjà par M. Dippel (1) pour les nouvelles cellules provenant d'un méristème secondaire. M. Baranetzki (2) pense au contraire que, pour ce qui concerne le méristème primaire, les parois les plus jeunes se colorent déjà par le chlorure de zinc iodé, à l'exception d'une très mince couche mitoyenne. Je ne crois pas, pour ma part, qu'il puisse exister une telle différence entre les tissus provenant des méristèmes primaires et secondaires. J'ai trouvé, dans les méristèmes secondaires, des membranes très jeunes, ne prenant aucune coloration par le chlorure de zinc iodé, ou, mieux encore, par le bichlorure d'étain iodé. Mais, à mesure que ces membranes s'éloignent de la région en voie de division, elles prennent une coloration qui se prononce de plus en plus. Vues de face, elles n'offrent pas une coloration uniforme, mais présentent des bandes colorées qui s'entre-croisent et circonscrivent un grand nombre de mailles polygonales. M. Baranetzki ne paraît pas avoir étudié de face ces membranes très jeunes et présentant déjà un réseau cellulosique. D'ailleurs, les eût-il étudiées, les résultats resteraient les mêmes, car le chlorure de zinc iodé, dont il s'est servi exclusivement, ne donne une coloration bien nette qu'après une action prolongée, pendant la durée de laquelle les filaments cellulosiques se gonflent et empiètent sur les mailles qu'ils circonscrivent; il en résulte une coloration presque uniforme de la membrane qui paraît tout au plus marbrée. Au contraire, le chlorure de calcium et le bichlorure d'étain iodés fournissant une coloration presque instantanée, les filaments cellulosiques n'ont pas le temps de se gonfler, et le réseau cellulosique apparaît beaucoup plus net.

(1) Dippel, *Die neue Théorie*, etc., p. 47, 53, 54.

(2) J. Baranetzki, *Épaississement des parois des éléments parenchymateux* (*Ann. sc. nat.*, 7^e série, t. IV, 1886).

Faut-il ajouter que M. Baranetzki paraît se contredire lui-même quand il décrit des membranes âgées avec des places amincies non cellulósiques? La cellulose devrait donc en ces points se transformer en une autre substance. Que penser de cette cellulose se formant si rapidement pour disparaître si tôt?

Les résultats obtenus successivement par MM. Wiesner (1), Strasburger (2), Guignard (3), Went (4), etc., sur la formation des membranes laissent croire que la membrane primitive peut ne pas être constituée par de la cellulose. Mes propres observations confirment pleinement ce fait; il me paraît, dans tous les cas, définitivement acquis que les points des membranes qui doivent devenir les ponctuations des cribles ne sont constitués par de la cellulose à aucune phase de leur existence. M. Van Tieghem admet que les ponctuations des cellules du parenchyme sont bouchées par une membrane azotée primitive, et que les « protoplasmes voisins communiquent plus librement entre eux que partout ailleurs sans être pour cela en continuité directe (5) ».

Quelle est la nature chimique de cette membrane primitive? Est-elle la même que celle des bouchons qui remplissent les mailles des cribles nouvellement formés? Je ne saurais le dire, car les réactions micro-chimiques sont parfois trop délicates pour qu'on puisse en tirer des conclusions certaines. Peut-être est-ce simplement du pectate de chaux, comme celui qui a été décrit par M. Fremy, formant une sorte de ciment qui relie entre elles les cellules de parenchyme.

2° Les faits signalés par M. de Janczewski lui-même concernant le développement des cribles du *Phragmites* (rhizome)

(1) Wiesner, *Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut* (*Comptes rendus Acad. Vienne*, 1886, p. 17).

(2) Strasburger, *Controversen*, etc., Bonn., 1884; — *Histologische Beiträge*, 1889.

(3) Guignard, *Nouvelles recherches sur le noyau* (*Ann. des sc. nat.*, 1885).

(4) Went, *Beobachtungen über Kern. und Zelltheilung* (*Berichte der Deutsch. Bot. Gesell.*, 1887, Band V, Heft. 7).

(5) Van Tieghem, *Éléments de botanique*, p. 20, 1886.

sont en parfaite conformité avec ce que nous avons dit à propos des Dicotylédones. « En coupe verticale une cloison paraît être composée de particules intermittentes, dont les unes sont plus réfringentes et plus épaisses que les autres; on pourrait la prendre pour un crible achevé, si l'on ne prêtait l'attention nécessaire à sa structure. » Comme on le voit, M. de Janczewski a vu comme nous la membrane avec une structure hétérogène. Il admet, d'après l'action des réactifs iodés, qu'elle est cependant composée uniquement de cellulose. Mais alors cette cellulose des îlots présenterait une nature et des caractères optiques spéciaux; elle ne serait pas analogue à la cellulose ordinaire; il est dès lors impossible de prouver que cette substance possède la même composition que la cellulose. Une réaction colorante ne suffit pas pour fixer la nature chimique d'un objet si petit. Les analyses chimiques de tissus végétaux, dues à MM. Fremy et Urbain, prouvent suffisamment que les membranes dites cellulosiques n'ont pas une composition uniforme, qu'il existe dans ces membranes des substances différentes de la cellulose, et auxquelles ces chimistes ont assigné des noms particuliers. En présence de ces résultats, il ne me semble pas qu'une substance incrustée dans une membrane de cellulose, mais possédant des caractères particuliers bien nettement visibles, puisse d'une façon irréfutable être assimilée à de la cellulose.

3° Notre manière de voir sur la formation des cribles est pleinement confirmée par les travaux de M. J. Baranetzki (1). Sur soixante espèces étudiées, ce botaniste a trouvé que vingt à peine possèdent des ponctuations arrondies sur les parois transversales du parenchyme, mais que l'épaississement est produit par l'apparition de filaments entre-croisés de cellulose laissant entre eux des mailles plus ou moins grandes. Les cloisons destinées à devenir des cribles ne se comportent donc pas autrement que les cloisons transversales du parenchyme voisin.

(1) Baranetzki, *loc. cit.*, p. 138 et suivantes.

4° Le mode de développement que nous avons décrit explique seul la forme polygonale des ponctuations. MM. Wilhelm, de Janczewski et Russow n'avaient pas réussi à fournir une explication satisfaisante de cette particularité.

5° M. Russow a montré que certains cribles simples occupent presque toute la surface de la cloison (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*, *Aristolochia Siphon*, *Atragene alpina*, etc.), tandis que chez d'autres plantes la paroi plus ou moins inclinée ne consacre à la formation du crible qu'une portion de sa surface (*Rhamnus cathartica*, *Berberis vulgaris*, etc.). Or il résulte des recherches de M. Baranetzki que les filaments cellulosiques sont toujours renflés à leurs deux extrémités. Si ces renflements sont assez considérables et assez rapprochés, la membrane paraît homogène. C'est précisément ce qui arrive pour le *Berberis vulgaris* et le *Rhamnus*, où les cribles n'occupent qu'une partie de la paroi, celle qui est occupée par les portions minces des filaments cellulosiques. Si ces renflements sont très peu accentués, le crible paraît occuper toute la paroi; c'est le cas des *Fraxinus*, *Ulmus*, etc.

6° Les cloisons longitudinales des tubes criblés des divers *Cucurbita*, du *Vitis vinifera*, etc., observées à un grossissement considérable, se montrent formées de couches d'inégale réfringence. Or cette disposition s'explique assez bien si l'on admet, avec M. Baranetzki, que plusieurs plans de fibres cellulosiques peuvent se trouver superposés dans une même membrane. Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier directement ce fait par moi-même; mais les preuves qu'en donne l'auteur m'ont paru concluantes. Chaque couche se colorant fortement par les chlorures iodés serait constituée par de la cellulose, tandis que les bandes intermédiaires seraient formées d'une substance non cellulosique. Or on voit facilement, par la figure que nous en donnons (fig. 15, pl. XXII), que ces bandes cellulosiques deviennent extrêmement ténues dans les points où la membrane est très mince. Il en résulte que les mailles entre ces derniers filaments seraient relativement grandes et

permettraient la communication des contenus appartenant aux deux éléments voisins; or nous avons précisément constaté cette communication.

7° Notre manière de voir établit non seulement un lien entre les vrais cribles des tubes de *Cucurbita*, *Vitis*, *Tilia*, etc., d'une part, et les ponctuations du parenchyme d'autre part; mais elle constitue une théorie générale expliquant toutes les apparences diverses présentées par les cribles dans la série des plantes vasculaires.

Les tubes criblés des Gymnospermes deviennent simplement analogues à des cellules de parenchyme allongées suivant l'axe de l'organe et pourvues sur leurs cloisons transversales de bandes cellulósiques formant un réseau dont les mailles sont occupées par la substance primitive de la membrane. Le contenu de ces tubes étant très aqueux, la communication se fait par simple diffusion, et la substance des mailles reste intacte, bien qu'elle soit constamment traversée par un courant osmotique.

Chez beaucoup de Monocotylédones et de Dicotylédones à tubes criblés pauvres en albumine et ne possédant d'ailleurs que des cribles à mailles très étroites, il ne se passe pas autre chose que ce que nous avons décrit chez les Gymnospermes. En un mot, les cribles ne sont pas ouverts pendant la période d'activité.

Mais, si nous considérons maintenant les plantes dont les tubes criblés contiennent un liquide très épais en même temps que leurs cloisons criblées offrent des mailles très larges, le courant osmotique atteint une grande énergie, et, peu à peu, la substance formant l'axe des mailles, se laisse traverser par une trainée de liquide épais qui se fraye un chemin de plus en plus large. Si alors on dissout les cloisons, les contenus se montrent reliés par des filaments muqueux (fig. 11, pl. XXII). C'est ce qu'il est facile de constater chez les *Cucurbita*, *Vitis*, *Tilia*, *Lagenaria*, etc.

Les tubes criblés de ces dernières plantes deviennent, avec notre manière de voir, une simple exagération de ce qui existe

chez la plupart des cellules appartenant au parenchyme mou.

8° Enfin la théorie que nous avons énoncée concernant le développement des tubes criblés se trouve non seulement en conformité avec les principaux faits acquis, mais elle nous a permis d'expliquer une transformation que nous avons constatée depuis assez longtemps déjà et qui nous paraissait inexplicable.

En étudiant le développement des tubes criblés chez la Vigne et le Tilleul, nous avons remarqué en effet que tous les tubes à l'origine appartiennent au type de la Courge, c'est-à-dire qu'ils sont séparés par des cloisons transversales ou peu inclinées, pourvues d'un seul ilot de mailles non transformées en cellulose (fig. 36, pl. XXIII); puis peu à peu ces cloisons deviennent inclinées et s'allongent; en même temps chacun des ilots se fragmente et en fin de compte la cloison plus ou moins inclinée finit par en contenir de deux à dix ou douze (fig. 37 et 38, pl. XXIII).

La théorie émise par M. Russow pour le développement des cribles se trouvait ici en défaut, puisque des ponctuations apparaissaient en des points où ne paraissait exister aucune dépression dans la membrane primitive. Celle de M. de Janczewski était insuffisante, car elle n'expliquerait en aucune façon le développement des bandes de cellulose transversales sur le grand axe de la cloison et qui découpent cette cloison en un certain nombre d'ilots pourvus de mailles. Nous pouvons maintenant décrire les phases de cette curieuse transformation. Sous l'effet de la tension qui s'exerce suivant une direction déterminée, la cloison primitive s'incline, s'allonge et se transforme en une sorte d'ellipse très allongée. Les parties les moins résistantes de cette membrane, c'est-à-dire les mailles circonscrites par les cordons cellulodiques, doivent nécessairement participer pour une plus large part que le reste de la cloison à cette extension. De nouvelles bandes de cellulose se forment, qui découpent chacune de ces mailles, les plus larges et les plus serrées formant des bandes compactes de cellulose le plus souvent perpendiculaires au grand axe de

la cloison et séparant les îlots nouvellement formés. Or M. Baranetzki a montré en effet que dans le cas de l'extension d'une membrane de cellule suivant une direction, les bandes cellulosiques nouvellement formées ont une tendance à se placer perpendiculairement au grand axe de cette cloison.

Ceci nous explique donc à la fois et la formation des bandes transversales de cellulose, et la multiplication des mailles, et la forme polygonale de ces mailles.

Les observations que j'ai faites à ce sujet ne se rapportent qu'à la Vigne et au Tilleul; la difficulté de ce genre d'études ne m'a pas permis de les étendre davantage. Mais, si on veut bien se rappeler ce qui a été dit à propos de l'existence fréquente dans une même tige de tubes appartenant à des types différents et si on en rapproche le fait que les tubes primaires très jeunes appartiennent au type de la Courge, on conviendra sans peine que les différences signalées entre les tubes des plantes herbacées et ceux des plantes ligneuses ne doivent être attribuées probablement qu'aux tensions qui se développent dans ces dernières.

CHAPITRE V

DÉVELOPPEMENT, FORME, STRUCTURE ET PRINCIPALES RÉACTIONS DU CAL

Les notions historiques rappelées dans le chapitre précédent nous ont montré quelle est, pour MM. Wilhelm, de Janczewski et Russow, l'origine première du cal; il nous reste à dire l'explication qu'ils fournissent de son développement ultérieur.

M. de Janczewski (1) a vu dans les rhizomes de *Phragmites* les bouchons calleux se gonfler peu à peu, faire saillie de chaque côté de la membrane et confluer latéralement pour donner un callus général entourant de toutes parts le réseau cellulósique. Chez l'*Aristolochia Sipo*, le réseau cellulósique

(1) De Janczewski, *loc. cit.*

est recouvert d'une mince couche de substance calleuse qui se gonfle, rétrécit les ponctuations et finit par les faire disparaître complètement, pour former de chaque côté de la cloison criblée une plaque calleuse homogène. Pour ce qui concerne la Vigne, M. de Janczewski a cru voir la membrane tout entière se gonfler et les lamelles cellulosiques disparaître avant la perforation des bouchons calleux. Il est vrai que la membrane s'épaissit, mais ce gonflement n'intéresse que les bouchons non cellulosiques des mailles et la mince couche de la même substance qui recouvre les filaments de cellulose sur les deux faces de la cloison; si M. de Janczewski n'a pu retrouver le réseau cellulósique, c'est que probablement il n'a pas attendu la pénétration complète du réactif colorant. Quant au développement ultérieur du cal, M. de Janczewski le décrit comme celui de l'Aristoloché.

Le mémoire de M. Russow que nous avons cité plus haut contient bien une nouvelle manière de voir, concernant les premières phases du développement du cal, mais l'auteur n'a pas décrit son accroissement ultérieur.

En résumé, pour M. de Janczewski, auquel on doit les observations les plus complètes sur ce point, il existe deux modes distincts pour la formation des plaques calleuses. Chez le *Phragmites*, des bouchons se forment au niveau des mailles du crible, se gonflent et finissent par confluer de chaque côté en une plaque homogène. Chez la Vigne, le Tilleul, etc., les filaments du réseau cellulósique se gonflent à leur surface et finissent par obstruer complètement les ponctuations en formant une plaque de chaque côté de la cloison. En réalité, la différence entre ces deux modes de développement n'est pas aussi grande qu'on pourrait le croire; nous espérons le démontrer un peu plus loin.

Les observations que nous avons pu faire sur les tubes criblés des *Vitis vinifera* (tige et feuille), *Vitis canescens* (tige et feuille), *Aristolochia Siphon*, *Cucurbita Pepo*, *C. melanosperma* et *C. maxima*, *Tilia platyphylla*, *Impatiens japonica* et *I. Royleana*, etc., nous ont montré qu'en effet, comme M. de

Janczewski l'a décrit pour la Vigne, la cloison s'épaissit avant l'établissement des perforations. Mais à l'encontre de ce qu'il a cru remarquer, nous avons toujours constaté que le réseau cellulosique ne disparaît point pendant cet épaississement temporaire; il se trouve seulement recouvert par une couche plus épaisse de substance non cellulosique. Nous ne saurions trouver une preuve plus directe de ce que nous avons dit dans le chapitre précédent à propos des échanges osmotiques auxquels se prête la substance non cellulosique du futur crible avant l'établissement des perforations. Cette substance, se laissant pénétrer peu à peu par le contenu des deux tubes voisins, se gonfle tout d'abord même dans les points où elle recouvre directement les filaments cellulosiques; puis, si les mailles sont larges et les contenus riches en substances albuminoïdes, des canaux se creusent au centre des mailles par remplacement progressif et non par pénétration de filaments muqueux comme le croit M. de Janczewski. Alors la substance non cellulosique revêtant les filaments de cellulose ne sert plus aux échanges d'un tube à l'autre, puisque ces échanges se font directement; elle se contracte sur elle-même et ne forme plus qu'une couche presque imperceptible à la surface du réseau cellulosique.

Chez les autres Dicotylédones, où il ne m'a pas été possible de mettre en évidence de véritables perforations, j'ai toujours trouvé la cloison notablement plus épaisse que toutes les autres. C'est que les échanges osmotiques existant seuls ici, la partie non cellulosique conserve le premier état de gonflement que nous avons décrit plus haut pour la Vigne, la Courge, etc. Non seulement les cribles terminaux subissent ce gonflement préliminaire, mais encore les cribles latéraux tels que ceux que l'on trouve en grand nombre sur les parois longitudinales des tubes criblés appartenant aux divers *Cucurbita*. C'est ce qui produit l'aspect représenté par les figures 26 et 27, planche XXII, et que M. Wilhelm a décrit comme formé par des gouttelettes d'une substance mucilagineuse apparaissant le long des parois du tube criblé.

Lorsque surviennent des modifications dans la nutrition de la plante et que ces modifications retentissent sur la nature du contenu des tubes, soit à l'automne pour la Vigne par exemple, soit à un moment quelconque de l'année, pour l'Aristolochie et le Tilleul; si d'autre part le contenu des tubes criblés est habituellement bien pourvu de substances albuminoïdes, le revêtement cellulosique se gonfle, finit par obstruer les perforations des cribles, puis fait saillie de chaque côté de la cloison et en fin de compte ces gonflements se présentent de chaque côté de la cloison sous forme de plaques plus ou moins épaisses, que l'on désigne sous le nom de *plaques calleuses*.

Deux exemples pris entre tous vont faire comprendre facilement le mode de développement des plaques calleuses.

1° *Rubus idæus*. — Les tubes criblés appartenant au liber de la tige souterraine sont bien nets et les cribles simples sont un peu inclinés sur l'axe des tubes. Près du cambium, on rencontre des tubes en pleine activité dont les cribles sont nettement ouverts, bien que les perforations soient extrêmement fines. Le réseau cellulosique est cependant recouvert à ce moment par une fine couche de substance calleuse se colorant en beau bleu par le bleu d'aniline (fig. 48, pl. XXIII). Un peu plus en dehors on trouve des cribles plus épais (fig. 49, pl. XXIII) dont la substance calleuse s'est gonflée et empiète sur les perforations qui deviennent de moins en moins visibles. Puis ce gonflement de la substance calleuse s'accroît encore davantage dans les tubes plus extérieurs, la cloison criblée s'épaissit beaucoup (fig. 50, 51 et 52, pl. XXIII); mais les réactifs colorants de la cellulose montrent nettement que le réseau cellulosique persiste au milieu de la cloison épaissie et que les filaments constitutifs de ce réseau ne paraissent pas avoir perdu de leur épaisseur.

Il existe donc maintenant une plaque calleuse sur chaque face de la cloison criblée; mais dans ces plaques on voit encore assez facilement de fines stries qui sont les derniers vestiges des perforations. Les plaques calleuses coupées par une sec-

tion perpendiculaire au plan de la cloison se montrent avec un contour légèrement mamelonné, les dépressions correspondant aux anciennes perforations. De même, une de ces plaques vue de face se montre criblée de petites dépressions qui dessinent des points sombres à sa surface. S'il était besoin d'une confirmation à l'appui du mode de développement que nous venons de décrire, d'après les observations directes, on n'en trouverait pas de plus éclatante que cette forme extérieure des plaques calleuses. En effet, si les bouchons se développaient seulement au niveau des perforations pour se gonfler ensuite en faisant saillie de chaque côté de la cloison, il est évident que ces bouchons pressés les uns contre les autres dessineraient à la surface de chaque plaque calleuse une sorte de réseau à mailles polygonales.

2° *Cucurbita maxima*. — La grosse tige du *Cucurbita maxima* contient des tubes criblés de grande taille et les plaques calleuses y atteignent souvent une épaisseur égale au diamètre même des tubes. Le développement n'est pas différent de celui que nous venons de décrire chez le *Rubus*; mais les deux formes extrêmes sont plus accentuées. D'une part, un crible appartenant à un tube en pleine activité présente des perforations bien nettes; il est, comme on dit, largement ouvert. D'autre part, le revêtement de substance calleuse recouvrant le réseau cellulosique est d'une finesse extrême. Le développement du cal suit exactement la même marche que chez le *Rubus*; mais ce développement s'exagère et les deux plaques calleuses atteignent un volume considérable par rapport à l'épaisseur de la cloison. A ce stade du développement, le contenu des tubes séparés par un crible envoie encore des prolongements dans les stries. Nous avons pu mettre en évidence ces fins prolongements en contractant lentement le contenu par l'action de l'alcool étendu (fig. 8, pl. XXI). A une phase moyenne de ce développement, les stries perpendiculaires à la surface du crible et représentant les derniers vestiges des perforations, se voient encore bien; mais elles s'effacent peu à peu, et dans les plaques volumineuses il est souvent

difficile de les apercevoir. Comme ces stries détruisent l'homogénéité des plaques calleuses, l'action des réactifs colorants les fait reparaitre assez nettement. Les figures 2, 5 et 6, planche XXI; 13 et 16, planche XXII, représentent des plaques calleuses très épaisses avec des stries bien caractérisées. Les résultats que nous venons d'énoncer touchant le développement des plaques calleuses sont en contradiction formelle avec les faits signalés par M. Russow. Cette observateur dit, en effet (1), que l'axe de chaque bâtonnet calleux lui a paru traversé par un filament gélatineux analogue aux filets connectifs signalés par M. Wilhelm. Or ces filaments, quand ils existent, occupent les stries signalées plus haut. M. Russow n'a pas décrit le développement des plaques calleuses, mais il n'est pas difficile de voir que pour lui le cal est formé par des bouchons qui s'établissent à l'endroit des mailles, se gonflent de chaque côté de la membrane et finissent par se souder les uns aux autres. Nous avons vu que le développement des plaques ne suit pas cette marche.

C'est ici le lieu de mettre en garde les personnes qui n'ont pas fait du liber une étude un peu attentive contre une erreur d'observation que nous avons vue se produire un assez grand nombre de fois. L'action de l'alcool contracte ordinairement contre les cribles la substance albuminoïde des tubes criblés, sous forme de plaques plus ou moins épaisses offrant une ressemblance éloignée avec les plaques calleuses; il est indispensable de ne pas confondre deux choses aussi différentes.

Le mode de développement des plaques calleuses que nous avons décrit plus haut s'est montré le même chez les divers *Cucurbita*, *Lagenaria*, *Aristolochia*, *Vitis*, *Cissus*, *Ampelopsis*, *Ricinus*, *Tilia*, *Quercus*, *Castanea*, *Juglans*, *Ophrys*, *Orchis*, *Gymnadenia*, etc. Les observations de M. de Janczewski ne démentent pas cette manière de voir pour la plupart des plantes dont il a étudié le liber; mais nous devons reconnaître que la description qu'il fournit des états successifs du cal

(1) Russow, *loc. cit.*, p. 192.

chez le *Phragmites communis* ne concorde pas avec les faits reconnus par nous chez toutes les plantes dont nous avons étudié les cribles. M. de Janczewski a vu les bouchons calleux des mailles se développer de chaque côté de la cloison et confluer en deux plaques calleuses pourvues de stries; celles-ci correspondraient donc, non pas à l'axe des mailles, mais bien aux filaments de cellulose. Les observations que nous avons faites sur les tubes des *Phragmites* ne confirment pas ces résultats; malheureusement les matériaux que nous avons pu nous procurer ne contenaient pas de cribles d'assez grande taille pour nous permettre des observations très rigoureuses, et nous ne saurions dire si le développement du cal chez cette plante constitue réellement une exception à la règle générale que nous avons signalée pour les Dicotylédones, et qui se vérifie chez la plupart des Monocotylédones, en particulier chez le *Typha*, que M. de Janczewski a étudié avec beaucoup de soin. Les cribles du *Phragmites communis* nous ont présenté des caractères identiques à ceux des autres plantes; de plus, le liber du rhizome de *Convallaria maialis*, que nous avons étudié avec beaucoup de soin, nous a offert des plaques calleuses (fig. 70, pl. XXIV), constituées de la même façon que celles des *Rubus*, *Cucurbita*, *Vitis*, *Tilia*, etc. Nous enregistrons donc le fait signalé par M. de Janczewski, mais nous pensons qu'une étude attentive du liber de *Phragmites* s'impose dès aujourd'hui avant de considérer le fait comme une exception.

Le cal ne se développe pas chez toutes les plantes avec la même intensité. Les plaques formées de chaque côté des cloisons criblées paraissent d'autant plus épaisses que les tubes sont plus grands et plus riches en substances albuminoïdes. C'est ainsi que dans la famille des Cucurbitacées les divers *Cucurbita* développent des plaques calleuses beaucoup plus épaisses que la Bryone. On les trouve toujours très grandes chez les *Vitis*, *Lycium*, *Ampelopsis*, *Cissus quinquefolia*, Houblon, etc.; de même que chez la plupart des plantes herbacées à grandes feuilles (*Ricinus*, *Aconitum*, *Lappa*, *Archange-*

lica, etc.). Parmi les arbres, les Amentacées, les *Fraxinus*, *Platanus* et *Tilia* tiennent les premiers rangs. Enfin, chez toutes les plantes, quand la formation du cal précède une nouvelle période d'activité, les plaques calleuses sont habituellement moins épaisses que si les tubes se préparent à perdre définitivement leur activité.

Très souvent les deux plaques développées sur un crible ne possèdent pas la même épaisseur. Les figures 39, planche XXIII, et 54, planche XXIV, fournissent des exemples de cette particularité pour les cribles terminaux de la Vigne et du Tilleul. Mais ce fait se présente avec une netteté beaucoup plus grande quand il s'agit des cribles situés sur les parois longitudinales des tubes. C'est ce que montrent les figures 2, planche XXI, et 29, planche XXII, concernant le liber d'un *Cucurbita*. Il en est de même pour les rares cribles situés sur les parois longitudinales des tubes du *Phragmites*.

Le cal ne se développe pas aux dépens du réseau de cellulose qui constitue la charpente du crible. En effet, chez la Courge, l'Angélique, l'Aristoloché, la Vigne, le Tilleul, etc., on retrouve toujours au milieu du cal le réseau bien constitué et avec l'épaisseur qu'il paraissait avoir dès avant la formation des plaques calleuses. Cependant, chez la Courge, par exemple, les plaques calleuses peuvent acquérir une épaisseur et un volume considérables. Le chlorure de calcium iodé, qui colore en rose la cellulose, est un réactif très propre à mettre en évidence le réseau cellulosique, car la faible coloration qu'il communique au cal ne masque pas le crible.

On ne saurait donc admettre, avec MM. Wilhelm et de Janczewski, que le cal est dû à une modification de la cellulose, car bien évidemment, si cette opinion était fondée, le réseau cellulosique disparaîtrait en même temps que se développeraient les plaques calleuses. Ce qui est non moins vrai, c'est que le développement du cal coïncide avec un changement notable dans le contenu des tubes. La richesse de ceux-ci en matières albuminoïdes diminue à mesure que le cal s'épaissit, et bientôt il ne reste plus que le protoplasme pariétal envelop-

pant un contenu presque complètement aqueux. Nous avons déjà dit, d'autre part, que le cal se développe d'autant plus que les tubes criblés contiennent habituellement une plus grande quantité de matières albuminoïdes. Nous pouvons donc conclure en disant que la première couche de cal fait partie intégrante de la membrane cellulaire, et que cette mince couche s'épaissit aux dépens du contenu albuminoïde des éléments séparés par un crible.

Les plaques calleuses ne présentent jamais une structure homogène. Il existe toujours des stries perpendiculaires à la cloison criblée et correspondant au centre des mailles. Cette striation est d'autant plus apparente que les plaques calleuses sont moins épaisses. Dans les plaques volumineuses des *Cucurbita*, l'action des réactifs iodés est souvent nécessaire pour faire apparaître les stries avec netteté; mais alors on les distingue très bien (fig. 5 et 6, pl. XXI, et fig. 13, pl. XXII); elles paraissent contenir une substance granuleuse analogue au protoplasme pariétal des tubes et se colorant en jaune par l'iode. Cette substance granuleuse représente bien évidemment le dernier vestige des filaments muqueux qui traversaient les mailles des cribles, pendant la période de grande activité, et qui réunissaient les contenus de deux tubes voisins.

Dans certains tubes, ces contenus s'enrichissent de nouveau après la formation des cals et on voit alors des filaments protoplasmiques s'insinuer dans le cal à l'endroit des stries et se diriger d'un tube dans l'autre. Ce fait est particulièrement évident chez les diverses Courges et les figures 2 et 7, planche XXI et 20, planche XXII en montrent des exemples remarquables. On peut voir que dans ce cas les contenus des deux tubes aboutissant au cal sont beaucoup plus riches en substances albuminoïdes que ceux des autres tubes dont le cal ne se laisse pas traverser par des filaments muqueux.

Bien mieux, cette activité tardive des tubes peut s'exagérer, et comme toutes les stries ne sont pas traversées par des filaments muqueux, celles qui en possèdent s'élargissent peu à peu par dissolution du cal autour d'elles, et on rencontre alors

des plaques calleuses percées d'une ou plusieurs grandes ouvertures. J'ai particulièrement remarqué ce fait chez le *Cucurbita Pepo* (fig. 2, pl. XXI, et fig. 14, 16 et 17, pl. XXII). MM. Wilhelm, de Janczewski et Russow ne signalent rien de semblable.

Le cal volumineux des divers *Vitis*, *Tilia*, *Aristolochia*, etc., présente des stries de même nature que celles de la Courge et susceptibles comme ces dernières de se laisser traverser par des filaments muqueux; mais je n'ai pas rencontré de ces larges canaux allant d'un tube à l'autre signalés à propos de la Courge et traversant les plaques calleuses de part en part.

Action des réactifs sur le cal. — La liqueur cupro-ammoniacale ne dissout pas le cal; mais dans les plaques volumineuses des *Cucurbita* elle fait apparaître de très fines stries tangentielles, coupées par d'autres stries aussi très fines et rayonnantes à partir de la cloison.

L'acide sulfurique pur dissout rapidement le cal à froid; l'acide azotique ne le dissout pas à froid, mais cette dissolution s'opère facilement à chaud; l'acide étendu au quart gonfle le cal. L'acide chlorhydrique étendu le gonfle, mais ne le dissout pas.

La potasse et l'hypochlorite de soude, agissant séparément sur le cal, le gonflent d'abord, puis le dissolvent complètement.

Enfin les plaques calleuses ne se dissolvent pas à chaud dans l'eau additionnée de carbonate de soude; elles ne sont donc pas constituées par de la pectose.

Les réactions précédentes ne permettent pas de fixer la nature chimique du cal; mais elles montrent du moins que la substance qui le constitue n'est pas une des variétés de cellulose reconnues par M. Fremy. L'éminent chimiste a reconnu dans le parenchyme mou des plantes deux autres composés, la pectose et le pectate de chaux. Les indications qu'il a bien voulu nous donner nous ont permis de reconnaître que le cal ne présente pas les caractères distinctifs de ces deux substances.

L'action particulière des réactifs colorants sur le cal, les

circonstances dans lesquelles il se développe, le fait que les matières albuminoïdes des tubes disparaissent à mesure que s'accroissent les plaques calleuses, l'exagération de son développement chez les tubes de *Cucurbita*, très riches en matières albuminoïdes, mais dépourvus d'amidon, le fait de la persistance de l'amidon dans les tubes du *Vitis*, du *Tecoma*, etc., après l'accroissement des plaques calleuses, tout nous porte à croire que le cal renferme une matière azotée; mais malgré tous nos efforts pour reconnaître la véritable nature de cette substance, nous devons avouer que nos recherches sont restées sans résultat.

Les réactifs colorants du cal sont assez nombreux; les principaux sont le bleu d'aniline, les chlorures iodés et l'acide rosolique.

Comme l'a montré M. Russow, le bleu d'aniline colore nettement le cal en bleu un peu verdâtre; mais il paraît le gonfler et ne permet pas de reconnaître les détails de structure.

Les réactifs iodés, employés seuls ou concurremment avec le bleu d'aniline, sont très propres à mettre en évidence tous les détails de structure du cal. A propos de ces réactifs iodés, faisons remarquer tout d'abord qu'ils exercent sur le cal une action astringente très nette; un cal coloré par le bleu d'aniline seulement présente des bords fondus, peu apparents; traité ensuite par un chlorure iodé, il paraît contracté; ses bords deviennent parfaitement nets et bien caractérisés.

Le chlorure de zinc iodé colore le cal en rouge-brique intense; s'il est additionné d'une dissolution concentrée d'iode dans l'iodure de potassium, la coloration passe au rouge brun. Enfin, si la préparation a été traitée au préalable par le bleu d'aniline, la coloration passe au violet ou au vert-pomme, suivant la quantité d'iode contenue dans le réactif.

Au sujet de la coloration rouge-brique communiquée au cal par le chlorure de zinc iodé, je ferai remarquer en passant que la coloration disparaît complètement dans l'eau, pour réparaître aussitôt avec la même intensité si on remplace l'eau par une goutte du réactif iodé.

Enfin ce mode opératoire communique au cal une coloration un peu trop intense, qui ne permet pas toujours de voir les détails de structure.

Le chlorure d'aluminium iodé donne au cal une coloration rouge assez semblable à celle que produit le chlorure de zinc iodé, mais un peu moins brique.

La coloration par le chlorure de calcium iodé est sans contredit l'une des plus curieuses. Ce réactif colore le cal en rose, si on le fait agir après avoir traité la préparation par le bleu d'aniline, le cal prend une belle coloration rouge vineux pendant que le crible se colore en violet.

L'acide rosolique en dissolution dans de l'eau contenant un peu de carbonate de soude ou quelques gouttes d'ammoniaque colore le cal en rouge-hyacinthe. Cette coloration, découverte par M. Szyszyłowicz et recommandée par M. de Janczewski, a été considérée par ce dernier auteur comme « le meilleur des réactifs qui colorent la substance calleuse ».

M. de Janczewski ajoute dans la même note : « Ce réactif colore diverses substances gélatineuses d'une manière tout à fait semblable, ce qui prouve que la substance calleuse n'est que de la cellulose transformée en substance gélatineuse. » On nous permettra de faire remarquer, en passant, qu'il est assez difficile d'expliquer une transformation aussi radicale. Le cal peut être une substance gélatineuse, sans être pour cela une transformation de la cellulose ; enfin la gélatine et la cellulose sont des substances si différentes que le fait de la transformation de l'une en autre aurait besoin d'être appuyé par d'autres preuves que l'observation d'un simple phénomène de coloration.

L'acide rosolique ne nous a pas fourni les résultats que nous en attendions. La coloration très fugace qu'il communique au cal disparaît très facilement ; de plus elle n'est pas assez nette pour montrer les détails de structure. Elle ne peut servir qu'à déceler momentanément la présence du cal.

Outre les stries que nous avons signalées plus haut, il peut encore s'en développer d'autres beaucoup plus fines et plus

serrées, après l'action du réactif cupro-ammoniacal, dans les épaisses plaques calleuses des *Vitis vinifera*, *Tilia*, *Cucurbita*, etc. Ces fines stries sont les unes perpendiculaires au crible, les autres parallèles à la surface du cal.

Enfin la substance qui constitue chaque plaque calleuse se montre souvent, près du crible, moins résistante, et moins facilement colorable par les réactifs ordinaires du cal, que dans les régions plus externes (fig. 2, pl. XXI, c); aussi le cal peut-il se déchirer près du crible sous l'action de l'alcool (fig. 2, pl. XXI).

CHAPITRE VI

LE CONTENU DES TUBES CIBLÉS ET DES CELLULES- COMPAGNES

L'étude du contenu des tubes criblés a été abordée par tous les auteurs qui ont publié des recherches sur le liber; mais il faut bien reconnaître que les résultats de ces recherches, pour présenter une certaine uniformité, n'en sont pas beaucoup plus instructifs. On peut même affirmer, sans crainte d'être taxé d'exagération, qu'ils sont bien loin d'expliquer le rôle physiologique du liber. Les matériaux étudiés étaient presque toujours en effet des objets secs, ou conservés dans l'alcool, ou bien encore traités par l'eau bouillante (Fischer). Nous nous proposons de montrer plus loin que de tels matériaux sont étrangement modifiés au point de vue du contenu de leurs éléments et que certaines dispositions sur l'examen desquelles les observateurs ont longuement insisté ne sont dues qu'au mode opératoire et ne méritent par conséquent qu'une médiocre attention.

Sans revenir longuement sur la partie historique de notre travail, nous rappellerons que Th. Hartig (1) avait déjà signalé dans les tubes criblés un contenu particulièrement épais, que

(1) Pour les indications bibliographiques, voyez la partie historique de notre travail (p. 193 à 206).

M. Nægeli décrivit ensuite plus complètement en faisant remarquer l'accumulation habituelle de cette substance gélatineuse d'un côté de la cloison criblée. On doit à de Bary les premières connaissances exactes sur le contenu des tubes criblés. Il montra qu'il existe dans tous les tubes actifs une couche de protoplasme pariétal enveloppant un liquide interne plus ou moins riche en matières albuminoïdes.

Les résultats publiés successivement par MM. Wilhelm, de Janczewski, Russow et Fischer ont été exposés assez longuement pour qu'il soit inutile d'y revenir; nous aurons d'ailleurs à les rappeler successivement pour les combattre ou les confirmer. Enfin nous devons encore citer le travail de M. Briosi qui a confirmé pour un grand nombre de plantes le fait de l'existence de l'amidon dans les tubes criblés.

La différenciation progressive du contenu des tubes criblés a été décrite par M. Wilhelm d'après des matériaux frais de *Cucurbita*; MM. de Janczewski et Russow ont simplement confirmé ces résultats sans en fournir une nouvelle description. Les tubes, d'abord pourvus d'un contenu protoplasmique granuleux avec un noyau, ne possèdent bientôt plus qu'une mince couche de protoplasme pariétal. Puis en certains points ce protoplasme devient plus dense, plus réfringent, homogène et forme des sortes de gouttelettes jaunâtres qui se rassemblent peu à peu en masses plus volumineuses vers l'extrémité de la cellule pour y former les amas de gelée qu'on y rencontre. En même temps le noyau a disparu et les grains d'amidon se montrent nichés dans le protoplasme pariétal vers les extrémités des tubes. Le contenu de chaque tube criblé se composerait alors d'un sac protoplasmique se terminant au pourtour des cribles et enveloppant un liquide plus ou moins riche en matières albuminoïdes, celles-ci étant surtout accumulées au voisinage des cribles.

Enfin on considère le revêtement protoplasmique des tubes comme dépourvu de vitalité propre.

Il ne faut pas une longue réflexion pour reconnaître que cet exposé renferme des lacunes considérables. Nous ignorons en

effet par quelle série de transformations le protoplasme d'abord continu ne formerait plus qu'une sorte de manchon ouvert aux deux extrémités ; le mode de développement des *gouttelettes jaunâtres* dont parle M. Wilhelm n'a pas été précisé ; enfin diverses questions, telles que les phases successives de la disparition du noyau, l'accumulation de la gelée aux extrémités des tubes, la cessation de l'activité propre du protoplasme, les diverses formes de corps figurés que contiennent les tubes criblés, appelaient des recherches nouvelles.

Nous essayerons, dans l'exposé qui va suivre, d'apporter quelque lumière sur ces divers points.

Marche à suivre pour l'étude des contenus. — Il ne paraît pas nécessaire de montrer les inconvénients des matériaux secs (Russow) ; tout au plus de pareils objets peuvent-ils être utilisés quand il s'agit de la disposition ou de la forme des éléments libériens ; mais il est complètement impossible de les faire servir à l'étude des contenus.

Le traitement par l'alcool présente des avantages incontestables, mais il a l'inconvénient de fournir à l'observateur une fausse sécurité. Les faits suivants viennent à l'appui de cette manière de voir :

En étudiant le liber des feuilles chez les Amentacées et en particulier chez les principales espèces du genre *Quercus*, nous avons constaté que les tubes criblés contiennent habituellement une sorte de gelée accumulée surtout à une extrémité des tubes. Le même fait fut observé pour un grand nombre de feuilles (limbe et pétiole) et aussi pour les tiges (*Rubus*, *Rosa*, *Cissus*, *Ampelopsis*, *Cucurbita*, *Vitis*, *Impatiens*, etc.), en un mot pour la plupart des plantes étudiées.

De plus, dans une même section longitudinale mesurant, par exemple, 1 centimètre de longueur, on trouvait une orientation uniforme de ces amas par rapport aux cribles. Ce fait, déjà signalé par Hartig et Nægeli pour un certain nombre de plantes, avait conduit ce dernier botaniste à penser que la situation des amas, par rapport aux cribles, pouvait fixer le sens du courant de transport.

Nous avons tout d'abord accueilli cette hypothèse de M. Nægeli; mais, lorsque la nécessité d'étudier la différenciation progressive du contenu des tubes nous eut amené à l'emploi presque exclusif des matériaux frais, nous pûmes constater que les amas de Nægeli et des autres observateurs n'existaient pas réellement et que leur apparition était provoquée par le mode opératoire. — L'expérience suivante est concluante : coupons en effet un fragment de 10 centimètres de long dans une tige de Courge et portons immédiatement ce fragment dans l'alcool absolu. Si au bout de quelques jours on fait des sections longitudinales dans ce fragment de tige, voici ce qu'on observe :

1° A l'extrémité A les amas sont distribués de telle façon que le courant paraît dirigé vers A;

2° A l'extrémité B ils sont distribués comme si le courant était dirigé vers B;

3° Enfin les sections longitudinales opérées au milieu du fragment AB montrent les amas distribués les uns du côté de A, les autres du côté de B.

Nous avons maintes fois répété cette expérience sur des tiges ou des pétioles de Courge, d'*Impatiens*, de *Rhamnus*, de Ronce, de Vigne, de Chêne, etc., et toujours nous avons obtenu le même résultat.

Au contraire, les matériaux frais nous ont constamment montré les substances coagulables des tubes criblés distribuées à peu près uniformément sur toute la longueur de ces éléments.

Nous n'hésitons donc pas à formuler les deux conclusions suivantes :

1° Les amas de mucilage décrits au voisinage des cribles n'existent pas dans les matériaux frais, mais apparaissent à la suite du traitement par l'alcool;

2° Si un des deux amas confinant à un crible est habituellement plus volumineux que l'autre, cette prédominance est encore un effet de l'action de l'alcool.

L'explication de ces faits nous paraît très simple. Si un

fragment de tige est plongé dans l'alcool, ce liquide pénètre par la section beaucoup plus que par le reste de la surface et envahit peu à peu les tissus. Mais l'alcool a des propriétés éminemment astringentes ; en même temps qu'il tue et fixe le protoplasme, il s'empare de l'eau du contenu muqueux des tubes et attire ce contenu près du crible le plus rapproché de la section. Il peut alors arriver deux cas : ou bien cette bande muqueuse interne reste continue, mais se montre beaucoup plus développée à une extrémité qu'à l'autre ; ou bien elle se rompt par le milieu et la substance muqueuse reste confinée près des cribles. Il en résulte que les amas seront toujours disposés comme si un courant dirigeait le contenu des tubes vers les parties coupées. Enfin il arrive parfois que la gelée en se contractant reste au milieu du tube ; on voit un exemple de ce fait dans la figure 12, planche XXII, concernant le *Cucurbita Pepo*.

Bien mieux, ces perturbations peuvent se produire sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir l'alcool. Par suite des tensions parfois considérables qui existent dans le liber, une section faite dans une tige ou dans un pétiole détermine un courant de substance vers cette section.

Il en résulte que les substances coagulables des tubes sont surtout accumulées sur la face des cribles qui est opposée à la section (fig. 34, pl. XXIII). Cet effet se combine bien évidemment avec l'action de l'alcool. Déjà reconnu par M. Fischer, pour ce qui concerne le pétiole de la Courge, il s'est confirmé dans toutes les expériences que nous avons répétées sur des tiges de Ronce, Vigne, Courge, Houblon, Vigne-vierge, Tilleul, Chêne, etc. J'ajoute que l'effet se fait sentir à une distance d'autant plus grande de la section que les tubes criblés ont un diamètre plus grand et que les tissus offrent moins de consistance. Cet effet se fait encore sentir à 10 ou 12 centimètres dans un pétiole de *Cucurbita maxima* ; il est déjà très faible à 2 centimètres de la section dans une tige de *Rubus idæus*.

Les détails dans lesquels nous venons d'entrer montrent

suffisamment qu'il ne faut pas tenir grand compte de certaines dispositions longuement décrites, mais qui sont simplement un effet du mode opératoire. Nous avons eu, par exemple, l'occasion d'observer dans les tubes criblés de la Vigne, de la Courge et du Frêne les vésicules emboîtées décrites tout d'abord par M. Wilhelm chez la Courge et retrouvées par M. Russow chez le Frêne. Les matériaux frais ne nous ont rien présenté d'analogue. Cette disposition, produite par l'action de l'alcool et des sections, n'éclaire donc en rien l'histoire de tubes criblés.

Pour obvier à ces graves inconvénients, M. Fischer a proposé de faire d'abord bouillir la plante entière avant de la débiter en fragments. Outre que cette opération n'est possible que pour les plantes de petite taille, il faut remarquer que si l'ébullition empêche les amas de se produire près des cribles, elle fait apparaître une striation qui part des cribles pour s'irradier dans l'intérieur des tubes, alors que les tubes étudiés à l'état frais ne présentent absolument rien d'analogue. Cette striation se trouve rendue exactement dans les figures qui accompagnent le mémoire de M. Fischer et nous avons eu l'occasion de la constater chaque fois que nous avons suivi le mode opératoire indiqué par cet observateur.

Nous avons eu recours pour nos recherches à des matériaux frais plongés dans de l'eau sucrée à 3-5 pour 100. Les fragments à utiliser étaient détachés dans l'eau sucrée et portés dans le microtome. Le rasoir était plongé et les coupes observées dans la même solution sucrée.

Si les matériaux devaient être conservés quelque temps avant d'être utilisés, ils étaient plongés dans l'eau sucrée additionnée au bout de vingt-quatre heures d'une faible dose d'alcool. Puis cette proportion d'alcool était augmentée de jour en jour. Si l'opération a été bien conduite, la disposition des contenus reste sensiblement la même qu'à l'état frais.

DIFFÉRENCIATION DU CONTENU DANS LES TUBES CRIBLÉS DE
QUELQUES PLANTES

1° *Vigne (Vitis vinifera)*. — La cellule cambiale, mère d'un tube criblé, se divise de très bonne heure en deux éléments (tube criblé et cellule-compagne) par une cloison longitudinale. Les deux noyaux, issus du noyau primitif, paraissent inégaux ; en effet, celui de la cellule-compagne est plus granuleux et se colore plus fortement par les réactifs que celui du tube criblé.

A ce moment, le futur tube criblé possède un contenu protoplasmique très granuleux, avec un noyau occupant à peu près le milieu de la longueur du tube. Bientôt, de petites vacuoles apparaissent et grandissent ; en même temps le noyau paraît se gonfler et, à mesure que ce gonflement s'accroît, on aperçoit à l'intérieur un certain nombre de petites sphères brillantes dont le diamètre augmente en même temps que celui du noyau (fig. 42, 43 et 44, pl. XXIII). Puis le noyau, gonflé outre mesure, se déchire (fig. 41, pl. XXIII), et paraît éclater sous l'effort de ces petites sphères qui, une fois en liberté, se dispersent dans le protoplasme où elles se comportent comme autant de vacuoles.

Ces petites sphères brillantes, qui semblent provenir d'une sorte de bourgeonnement du nucléole, entraînent manifestement avec elles une petite quantité de la substance propre du noyau. Il en résulte : 1° que chacune d'elles présente à sa surface une couche mince de substance se colorant plus fortement que le protoplasme environnant ; 2° que le noyau refermé sur lui-même, après la sortie des sphères, a perdu une partie de sa substance et se distingue plus difficilement du protoplasme.

Peu à peu la substance du noyau perd son pouvoir colorant ; elle se confond progressivement avec le protoplasme du tube et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut encore en déceler la présence dans un tube de Vigne pendant la période

d'activité. Dès ce moment, le noyau a disparu habituellement comme corps figuré ; peut-être sa substance propre s'est-elle simplement dispersée dans le protoplasme ; c'est ce que paraissent indiquer les faits que nous venons d'indiquer. M. Russow a déjà signalé la présence des sphérules dans le noyau chez la Vigne ; mais il n'a pas suivi leur évolution.

Bientôt toutes les vacuoles, d'origine protoplasmique et d'origine nucléaire, se fusionnent en deux ou trois vacuoles plus grandes et enfin on n'en trouve plus qu'une seule (fig. 45, pl. XXIII). Le protoplasme ne constitue plus qu'une mince couche entre la grande vacuole et les parois longitudinales du tube ; mais aux extrémités il se montre plus abondant et ses granulations sont continuellement en mouvement. Il est à noter qu'à cette phase le protoplasme des tubes est plus granuleux et se colore plus fortement que le protoplasme des éléments voisins.

Le contenu de la vacuole, d'abord très aqueux, ne tarde pas à s'épaissir, et, quand les extrémités de cette vacuole atteignent enfin les cloisons terminales des tubes, ce contenu est déjà très riche en substances albuminoïdes, que l'alcool coagule et que le bleu d'aniline colore fortement. Mais les amas décrits avec tant de soin par MM. Wilhelm, de Janczewski et Russow, n'existent pas ; le contenu de la grande vacuole paraît homogène ; ces amas n'existent que dans les préparations exécutées avec des matériaux coupés à l'avance ou conservés dans l'alcool. La vacuole centrale paraît parfois plus longue que le tube qui la contient, et alors elle se montre repliée sur elle-même. Ce fait a déjà été signalé par M. Wilhelm dans le mémoire cité précédemment.

Les faits que nous venons de mentionner pour le *Vitis vinifera* s'appliquent aussi au *Vitis amurensis*, dont nous avons étudié le liber dans des pousses très jeunes.

2° *Courge*. — Dans le liber de la tige du *Cucurbita maxima*, j'ai trouvé tout d'abord un contenu granuleux homogène avec un beau noyau ovoïde. Bientôt il se développe plusieurs vacuoles qui s'accroissent peu à peu en refoulant le protoplasme

(fig. 28, pl. XXII) et finissent par n'en plus former qu'une seule, occupant presque toute la longueur de l'élément. Bientôt, le long des parois se forment des gouttelettes semblables au contenu de la grande vacuole (fig. 26 et 27, pl. XXII). Ces gouttelettes, qui naissent vis-à-vis des cribles des parois longitudinales, paraissent être constituées par la substance qui passe des éléments voisins dans les tubes criblés; elles forment comme des bosselures dans le protoplasme pariétal et leur substance finit par disparaître; elle traverse, sans aucun doute, la mince couche de protoplasme qui sépare chaque gouttelette de la grande vacuole centrale, car le contenu de celle-ci devient plus épais à mesure que les gouttelettes disparaissent. En même temps le noyau perd peu à peu la propriété de fixer les matières colorantes et bientôt on ne peut plus le mettre en évidence; cependant j'ai réussi à le retrouver, niché dans le protoplasme pariétal de quelques tubes en pleine activité (fig. 4, pl. XXI). Mais je n'ai pas réussi à découvrir, dans le noyau en voie de disparition des divers *Cucurbita*, la formation de sphérules claires signalée plus haut à propos de la Vigne. Dans le tube arrivé à la période de pleine activité, on trouve une mince couche de protoplasme pariétal, avec une grande vacuole centrale, s'étendant d'un bout à l'autre du tube et occupée par une substance épaisse, filante, presque homogène, mais que l'alcool contracte et coagule en amas, se colorant fortement par le bleu d'aniline, le vert de méthyle, etc., et appliqués sur les deux faces de chaque crible ou bien sur une seule.

Comme on peut le voir par l'exposé qui précède, la nature vacuolaire de la masse centrale des tubes est encore plus évidente pour le *Cucurbita* que pour la Vigne. Je repousse formellement l'opinion de M. Wilhelm, qui pense que cette masse centrale est constituée par la réunion des gouttelettes pariétales. Elle reçoit, il est vrai, le contenu de celles-ci, mais ne procède pas d'elles.

3° *Impatiens japonica*. — Le liber de la tige contient un grand nombre de tubes criblés, pressés les uns contre les

autres et présentant des cellules-compagnes, généralement de même longueur que les tubes. La longueur de ces tubes varie de 100 à 120 μ et leur diamètre de 10 à 15 μ . La différenciation du contenu des tubes se fait comme chez la Courge, moins la formation des gouttelettes nichées dans le protoplasme pariétal. Cette différence tient probablement à l'absence de ponctuations sur les parois longitudinales des tubes. La masse interne se forme comme une vacuole et en présente tous les caractères. De plus, il n'est pas très rare de rencontrer un ou plusieurs noyaux en forme de fuseau, dans le protoplasme pariétal des tubes en pleine période d'activité.

4° *Lappa tomentosa*. — Il existe dans la tige du liber externe et du liber interne (diam. des tubes, 10 μ ; longueur, 150 à 200 μ) ; il se forme des vacuoles dont une, au moins, a une origine nucléolaire (fig. 71, pl. XXIV). Il ne m'a pas été possible de voir si les autres vacuoles possèdent cette origine. Le nucléole paraît se dilater; le noyau éclate et sa substance ne forme plus qu'une bande irrégulière dans le protoplasme pariétal. Les vacuoles se rejoignent et forment une vacuole unique. Dans beaucoup de tubes, il reste un noyau distinct pendant longtemps, mais se colorant cependant moins fortement que ceux des éléments voisins. Dans un tube en activité, il existe une couche très nette de protoplasme pariétal contenant de nombreux granules amylacés dans le voisinage des cloisons criblées et à l'intérieur une grande vacuole occupant toute la longueur du tube.

5° *Ophrys apifera*. — La différenciation du contenu est la même que chez l'*Impatiens*; mais le noyau disparaît complètement; je n'ai pas réussi à en retrouver de vestiges dans les tubes en pleine activité. La grande vacuole est moins riche en substances albuminoïdes et possède, par conséquent, un contenu plus aqueux que chez la plupart des Dicotylédones étudiées. Cependant, par l'action de l'alcool, il y a encore formation d'amas très nets près des cribles, tandis que chez le *Phragmites communis*, décrit par M. de Janczewski, et dont nous avons repris l'étude, la vacuole a un contenu presque

complètement aqueux. Chez cette dernière plante, on voit nettement que le protoplasme pariétal se continue sur la surface des cribles.

Les quelques exemples que nous venons de citer ne sont pas des exceptions. Chez toutes les plantes dont nous avons pu étudier la différenciation progressive du contenu des tubes criblés, les mêmes phénomènes ont été observés, au moins dans les grandes lignes. Nous pouvons donc conclure que le contenu des tubes criblés, arrivés à la période d'activité, est constitué par une *mince couche de protoplasme pariétal* (1) *enveloppant une grande vacuole*.

Cette couche pariétale de protoplasme est-elle continue? M. Wilhelm ne le croit pas. Il pense qu'elle vient se terminer au pourtour des cribles. Elle formerait, par conséquent, un manchon ouvert à ses deux extrémités. Plusieurs raisons nous portent à rejeter cette opinion, que contredisent, d'ailleurs, plusieurs figures fournies par le même auteur.

1° Si la couche pariétale de protoplasme venait se terminer au pourtour du crible, elle pourrait s'en détacher sous l'action de l'alcool absolu; sur tout le reste de son étendue, elle s'éloigne, en effet, des parois longitudinales des tubes. La couche protoplasmique devrait donc se présenter sous la forme d'un manchon cylindrique n'atteignant plus les extrémités du tube. Or, toutes les figures que nous avons fournies, de même que celles de MM. Wilhelm et de Janczewski, montrent nettement que le manchon protoplasmique adhère fortement par ses deux extrémités à la surface des cribles;

2° Chez la Vigne, la Courge, etc., cette couche de protoplasme se montre continue au niveau des cribles situés sur les parois longitudinales des tubes. Il n'existe aucune raison pour qu'il n'en soit pas de même sur les cribles terminaux;

3° J'ai cru observer directement cette continuité dans cer-

(1) M. Wilhelm (*loc. cit.*, p. 20) donne à cette couche le nom de *Hüllschlauch*; Hanstein (*Die Milchsaftegefässe*, etc., p. 27) la désigne sous le nom de *Innenschlauch*. Nous ne voyons aucune nécessité de lui attribuer un nom particulier dans notre langue.

tains tubes de Courge, où le contenu avait été détaché de la cloison criblée par l'action de l'alcool ;

4^e Enfin, chez les plantes dont les tubes ont un contenu très aqueux, comme le *Phragmites communis*, on constate une continuité parfaite de la couche protoplasmique au niveau des cribles.

Toutes ces raisons nous font admettre la continuité du protoplasme sur les cloisons criblées. Si le plus souvent, chez les Dicotylédones, cette continuité n'apparaît pas, c'est que le contenu de la vacuole centrale, contracté sur le crible et fortement coloré par les réactifs, masque la mince couche de protoplasme qui sépare ces amas du réseau cellulosique des cribles.

Le contenu (1) de la vacuole est loin d'avoir les mêmes caractères chez toutes les plantes. De même que les vacuoles dans les cellules de parenchyme ordinaire peuvent recéler des liquides différents (2), non seulement d'une cellule à l'autre, mais encore dans les diverses vacuoles d'une même cellule, les grandes vacuoles des tubes criblés peuvent évidemment contenir des substances différentes en dissolution dans l'eau. Cependant les différences que l'on peut constater ici sont plutôt quantitatives que qualitatives. Les réactions colorantes montrent que le contenu de la vacuole des tubes criblés est une dissolution de matières albuminoïdes, mais ce n'est pas, comme on le dit parfois, un protoplasme spécial, diffus et dépourvu de granulations. Le mode de développement que nous avons indiqué précédemment montre bien qu'il n'en est pas ainsi.

La nature albuminoïde du contenu des vacuoles peut, d'ailleurs, être mise en évidence avec beaucoup plus de certitude que par les réactions colorantes en utilisant un procédé

(1) Ce contenu est désigné sous le nom de *Schleim* par les auteurs allemands (Wilhelm, *loc. cit.*, p. 21; de Bary, *loc. cit.*, p. 186; A. Fischer, *loc. cit.*, p. 233).

(2) F. A. F. C. Went, *Les premiers états des vacuoles* (*Archives Néerlandaises*, t. XXI).

indiqué par M. de Vries (1) et déjà employé par Ch. Darwin (2). Ce procédé consiste à faire agir sur une coupe contenant des vacuoles dans ses cellules une dissolution de carbonate d'ammoniaque ($\frac{1}{10}$ à $\frac{1}{100}$) ; si les vacuoles contiennent des matières albuminoïdes, il se forme des granulations grisâtres qui peu à peu s'agglomèrent pour former des masses plus grosses. Ces granulations sont solubles dans l'eau. On trouve par ce moyen que la vacuole des tubes criblés est riche en matières albuminoïdes, au moins pour ce qui concerne les Dicotylédones.

La consistance du contenu des vacuoles dépend naturellement de la quantité de substances albuminoïdes qui s'y trouve. Cette dissolution presque complètement aqueuse chez les Cryptogames vasculaires (de Janczewski), la plupart des Monocotylédones et beaucoup de Dicotylédones, peut atteindre la consistance d'un sirop épais chez les diverses espèces de Courge, les *Tilia*, *Humulus*, *Rhamnus*, etc.

Chez les Monocotylédones, le contenu des vacuoles libériennes est généralement très aqueux ; aussi l'alcool ne produit-il chez ces plantes qu'une coagulation insignifiante et les cribles sont presque toujours dépourvus de ces amas de matières albuminoïdes que nous avons signalés chez beaucoup de Dicotylédones après l'action de l'alcool (*Typha*, *Phragmites*, Graminées, etc.). Cependant, chez certaines Orchidées, et surtout chez l'*Ophrys apifera*, le contenu se montre beaucoup plus épais que chez les autres Monocotylédones et l'action de l'alcool fait apparaître des amas de gelée au voisinage des cribles.

Pour ce qui concerne les plantes dicotylédones, on trouve tous les passages depuis la consistance sirupeuse jusqu'au contenu presque uniquement aqueux :

1° Contenu très épais, mucilagineux, fournissant de volu-

(1) H. de Vries, *Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia* (Bot. Zeity, nos 1, 2, 3, 4, 1886).

(2) Cf. Ch. Darwin, *The Action of Carbonate of Ammoniac on the Roots of certain Plants* (Journal Linn. Soc., vol. XIX, p. 239, 1882).

mineux amas de gelée aux extrémités des tubes par l'action de l'alcool :

<i>Cucurbita Pepo.</i>	<i>Tilia platyphylla.</i>
<i>Cucurbita maxima.</i>	<i>Rhamnus catharticus.</i>
<i>Cucurbita melanosperma.</i>	<i>Humulus Lupulus.</i>
<i>Cucurbita moschata.</i>	<i>Cissus quinquefolia, etc.</i>
<i>Impatiens japonica.</i>	
<i>Impatiens Royleana.</i>	

2° Contenu un peu moins épais, formant encore des amas de gelée appréciables :

<i>Vitis vinifera.</i>	<i>Lycium.</i>
<i>Vitis canescens.</i>	<i>Rubus idæus.</i>
<i>Quercus canescens.</i>	<i>Rosa.</i>
<i>Quercus castaneifolia.</i>	<i>Clematis.</i>
<i>Quercus vircus.</i>	<i>Lappa major.</i>
<i>Piper betel.</i>	<i>Lappa tomentosa.</i>
<i>Betula papyracea.</i>	<i>Atragene alpina.</i>
<i>Carya porcina.</i>	<i>Acer.</i>
<i>Tecoma radicans.</i>	<i>Ricinus communis, etc.</i>
<i>Macropiper excelsum.</i>	

3° Contenu fortement aqueux, ne fournissant que des amas de gelée très petits après l'action de l'alcool :

<i>Quamoclit coccinea.</i>	<i>Monotropa.</i>
Solanées (la plupart).	<i>Populus.</i>
<i>Asclepias Cornuti.</i>	<i>Prunus.</i>
<i>Aconitum Napellus.</i>	<i>Evonymus.</i>
<i>Cuscuta.</i>	Pomacées, etc.

Cette dernière catégorie est bien certainement celle qui comprend le plus de genres, surtout chez les plantes herbacées annuelles. La consistance des contenus peut, d'ailleurs, varier suivant les époques de l'année, et nous ne donnons le tableau ci-dessus que sous toutes réserves. Des recherches nouvelles, entreprises à une autre période de la végétation, peuvent fournir des résultats quelque peu différents.

Les tubes criblés sont habituellement considérés comme

des éléments morts (M. Van Tieghem) ; M. Vuillemin (1) s'exprime de la façon suivante : « Les cellules criblées sont de ces éléments dont le rôle physiologique est lié à la cessation de leur activité propre, véritables machines formées aux dépens d'éléments vivants et fonctionnant au profit d'éléments vivants, ayant un rôle essentiel dans la vie de l'être, mais un rôle essentiellement passif. » Dans un travail ultérieur (2), le même auteur dit que les tubes criblés sont des éléments morts ou au moins doués d'une vitalité très faible.

Cette affirmation concernant le rôle passif des tubes criblés ne repose que sur un seul ordre d'observations concernant l'absence habituelle de noyau dans les tubes en activité. Pour ce qui nous concerne, nous contestons formellement cette manière de voir :

1° L'absence de noyau dans les tubes en activité n'est pas un fait absolument général, puisque nous l'avons retrouvé plusieurs fois chez le *Cucurbita maxima*, l'*Impatiens japonica* (fig. 4, pl. XXI), le *Vitis Labrusca*, le *Macropiper excelsum*, etc. ;

2° Le mode de disparition du noyau que nous avons indiqué plus haut, montre bien que si le noyau fait habituellement défaut comme corps figuré dans les tubes criblés, sa substance ne disparaît cependant pas complètement ; elle paraît plutôt se disséminer dans le protoplasme ;

3° L'absence même de toute trace de noyau dans les tubes criblés ne prouverait pas que ce sont des éléments morts, car presque toujours le protoplasme pariétal des tubes communique avec le protoplasme des cellules-compagnes par des cribles situés sur les parois longitudinales. Or le protoplasme des cellules-compagnes étant manifestement vivant, il n'est guère admissible que celui des tubes soit mort, puisqu'il communique avec le premier ;

4° Il est évident que, si le protoplasme pariétal était inactif,

(1) Vuillemin, *Tige des Composées*, p. 102.

(2) *Id.*, *Traité de biologie végétale*.

il serait impossible d'expliquer le développement des grains d'amidon dans ce protoplasme ;

5° Cette passivité du protoplasme permettrait de comprendre le transport des matériaux par simple endosmose à travers les plaques calleuses développées, mais elle n'expliquerait en aucune façon la pénétration du protoplasme dans les stries des plaques calleuses sous la forme de filaments terminés par des renflements en bouton (fig. 2 et 7, pl. XXI et fig. 20, pl. XXII) ;

6° M. Velten a signalé autrefois des mouvements dans le protoplasme pariétal ; ces mouvements seraient inexplicables si on admet que le revêtement pariétal est constitué par un protoplasme mort ;

7° Nous avons eu nous-même l'occasion d'observer de ces mouvements du protoplasme dans les tubes criblés des *Vitis vinifera*, *Vitis amurensis*, *Tilia*, *Rubus*, *Cucurbita*, etc., étudiés à l'état frais. Nous avons eu soin de nous prémunir contre toute confusion avec des mouvements browniens en suivant attentivement la marche d'une même granulation protoplasmique pendant un certain temps. Nous avons trouvé que le protoplasme circule continuellement d'une extrémité à l'autre des tubes criblés et forme ainsi deux courants parallèles de sens contraire.

Toutes ces raisons réunies nous paraissent justifier amplement notre opinion. Le protoplasme des tubes criblés est vivant ; les tubes criblés ne sont pas, comme on le croit généralement, des éléments morts. Nous admettrions volontiers, avec M. H. de Vries, que le protoplasme circule toujours autour des vacuoles. Celles-ci devraient être considérées comme le pivot autour duquel s'exécutent les déplacements protoplasmiques. Et nous nous permettrons d'émettre ici une opinion dans laquelle les observations que nous avons faites sur le liber nous ont fortifié de jour en jour davantage. Il nous semble que l'activité d'une cellule végétale se manifeste ordinairement de deux façons distinctes, auxquelles correspondent des caractères histologiques très nets : l'activité reproductrice se mani-

festes chez les cellules à protoplasme abondant, presque dépourvues de vacuoles, mais possédant un noyau bien nettement caractérisé. Une autre activité que nous désignerons sous le nom d'activité fonctionnelle et qui fait de la cellule un organe essentiellement chargé des fonctions de nutrition (assimilation et circulation), se manifeste histologiquement par la présence de grandes vacuoles autour desquelles le protoplasme toujours en mouvement se transforme en véhicule des substances nutritives.

Est-ce qu'il pourrait venir à l'idée de considérer les globules du sang des Mammifères, comme des éléments morts, parce qu'ils ne présentent pas manifestement de noyau chez l'adulte? Et cependant, malgré cette absence de noyau, ils conservent leur composition propre, ce qui est un caractère incontestable de vitalité, en même temps qu'ils sont les véhicules éminemment actifs de l'oxygène. Pour nous, le protoplasme des tubes criblés est à la plante ce que le globule sanguin est à l'animal et la substance des vacuoles correspond au plasma. La seule différence, c'est que chaque élément étant emprisonné dans une membrane ne peut ici manifester son activité que dans une sphère excessivement restreinte.

GLOBULES DE MATIÈRES ALBUMINOÏDES DANS LES TUBES CRIBLÉS

L'attention des observateurs a été appelée depuis longtemps sur la présence de globules de matière albuminoïde dans les tubes criblés d'un grand nombre de plantes. Ce sont des granules assez régulièrement arrondis, très réfringents et toujours doués d'un éclat qui les fait reconnaître facilement. Ils sont le plus souvent confinés dans le protoplasme pariétal au voisinage des cribles et en plus grande quantité d'un côté que de l'autre. Cependant les tubes jeunes de la Vigne m'ont fourni l'occasion d'observer des granules albuminoïdes très ténus, en suspension dans le liquide de la vacuole. Ces granules étaient animés d'un mouvement brownien très prononcé, qui s'est continué parfois six ou huit heures dans l'eau sucrée.

Très abondants chez toutes les Cryptogames vasculaires (de Janczewski), ils se retrouvent habituellement, mais en moins grand nombre, chez les Monocotylédones (*Phragmites*, *Typha*, Graminées, Orchidées, etc.). Chez les Dicotylédones, ils sont moins abondants encore, mais ils atteignent parfois de grandes dimensions. Les plus petits sont ceux des tubes renfermant de l'amidon (*Vitis vinifera*, etc.) ; chaque tube criblé du Tilleul contient toujours, au moins, un granule volumineux (jusqu'à $4\ \mu$ de diamètre), avec beaucoup d'autres très petits. Chez les divers *Rubus*, chaque tube contient un granule encore plus grand que ceux du Tilleul (fig. 62, pl. XXIV).

AMIDON DANS LES TUBES CRIBLÉS

Les premiers observateurs du liber, jusqu'à Hugo Mohl inclusivement, n'avaient pas remarqué la présence de l'amidon dans les tubes criblés. Hanstein (1), dans une série de recherches sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir, avait montré que le liber doit servir au transport des substances assimilées ; mais M. Sachs (2) s'éleva contre cette conclusion en faisant remarquer que dans ce cas les tubes criblés devraient contenir non seulement des matières albuminoïdes, mais encore de l'amidon. Cette objection de M. Sachs n'a plus de raison d'être depuis que M. Giovanni Briosi (3) a signalé la présence de grains d'amidon dans les tubes criblés de la plupart des plantes ; sur cent quarante-six espèces étudiées, il en a trouvé cent vingt-neuf avec de l'amidon dans les tubes criblés. J'ai fait la même constatation pour la plupart des plantes dont j'ai observé le liber. Il existe certaines plantes dont les tubes criblés paraissent dépourvus d'amidon pendant toute l'année. Les Monocotylédones peuvent être pour la plupart rangées dans cette catégorie. Chez les Dicotylédones, ce cas

(1) Joh. Hanstein, *Ueber die Leitung des Saftes.... die Rinde* (Pringheim's Jahrbücher, 1860, p. 391-464).

(2) J. Sachs, *Handbuch der experimental Physiologie der Pflanzen*, p. 383.

(3) Giovanni Briosi, *Ueber allgemeines Vorkommen von Stärke in den Siebröhren* (Bot. Zeitg, 16 mai 1873).

est beaucoup plus rare. Peut-être, par une étude poursuivie à toutes les saisons, pourrait-on démontrer que bien peu de Dicotylédones ont leurs tubes criblés complètement dépourvus d'amidon. Il me semble qu'il faut chercher la raison de cette différence dans la structure anatomique des organes seulement. En effet, chez les divers *Tilia* où les tubes criblés, au moins dans la tige, sont étroitement emprisonnés entre des fibres, on trouve rarement dans les tubes des granulations amylacées. Il en est de même chez presque toutes les Dicotylédones où les tubes criblés ne confinent pas à un parenchyme pourvu d'amidon, ou bien chez lesquelles on trouve des groupes de tubes rapprochés parallèlement les uns aux autres sans parenchyme intermédiaire (*Aristolochia Sipho*). Chez d'autres Dicotylédones, on rencontre de l'amidon dans les tubes criblés alors que le parenchyme médullaire et la parenchyme cortical en paraissent presque dépourvus. La tige du *Menyanthes trifoliata* nous a présenté ce caractère, d'ailleurs très explicable, car le parenchyme étant très lacuneux les cellules ne se touchent que par une faible surface et ne peuvent servir que dans une faible mesure au transport des substances assimilées.

Généralement pendant l'hiver les tubes criblés des organes aériens sont dépourvus d'amidon; au contraire ceux des racines et des tiges souterraines en contiennent une plus grande quantité que pendant l'été. Cependant j'ai pu observer dans les tiges souterraines des *Rubus idæus*, *R. crataegifolius*, etc., que le parenchyme libérien étant très abondamment pourvu d'amidon en hiver, les tubes criblés qui serpentaient au milieu de ce parenchyme en étaient presque dépourvus.

L'amidon des tubes criblés ne se présente pas habituellement avec les caractères de l'amidon contenu dans le parenchyme. Les grains sont toujours beaucoup plus petits; la solution d'iode les colore lentement et ne leur communique qu'une coloration rougeâtre. M. Sachs (1), qui avait observé cet ami-

(1) J. Sachs, *Ueber die Stoffe welche das Material zum wachsthum der Zellhäute liefern* (Jahrbücher von Pringsheim, III).

don spécial chez le *Dahlia variabilis*, le prit pour une solution ou un empois d'amidon. M. Prantl (1) mit même en doute la nature amylacée de ces formations. MM. Briosi (2) et Vesque (3) admettent au contraire que les tubes criblés contiennent véritablement de l'amidon.

Il n'est pas possible de s'arrêter à l'idée émise par M. Sachs, car un grossissement suffisant permet toujours de distinguer les granules. De plus, les divers traitements qu'on fait subir aux matériaux et aux coupes avant de procéder à l'observation ne nuisent en rien à la netteté de la coloration. Il n'en serait pas de même, évidemment, si les matières amylacées se trouvaient dans les tubes sous la forme d'empois.

Il ne faut même pas tenir un compte exagéré de la coloration spéciale que prennent ces grains d'amidon sous l'action des réactifs iodés, car dans certaines cellules de parenchyme, riches en protoplasme, on constate le même fait. On ne peut cependant conclure de cette constatation que les grains des tubes criblés sont constitués par de l'amidon identique à celui de la Pomme de terre par exemple. Le fait d'une coloration spéciale, à peu près toujours la même dans les tubes criblés des diverses plantes, indique sans aucun doute une nature particulière, probablement déterminée par la composition même du milieu. Tout porte à croire que l'amylodextrine domine dans ces grains d'amidon (4).

Il ne se produit jamais de grains à coloration caractéristique de l'amidon dans les tubes criblés. Or, si l'amidon se formait complètement dans les tubes criblés pour se dissoudre ensuite au fur et à mesure des besoins, il est clair qu'on devrait trouver dans ces éléments tous les intermédiaires, depuis les

(1) Prantl, *Das Inulin*, Preisschrift, s. 60.

(2) Briosi, *loc. cit.*

(3) Vesque, *loc. cit.*

(4) La coloration que prennent les grains des tubes criblés sous l'influence des réactifs iodés se montre identique à celle que prennent dans les mêmes conditions les granulations amylacées des Floridées. Malheureusement un simple phénomène de coloration ne suffit pas pour trancher cette question.

grains à coloration caractéristique de l'amidon jusqu'aux grains présentant sous l'action de l'iode la coloration jaune rougeâtre que nous avons signalée. Il n'en est rien. De plus, les grains contenus en hiver dans les tubes des racines présentant les mêmes caractères que l'amidon des tubes criblés en été, l'amidon des tubes criblés ne doit donc pas sa coloration spéciale à un commencement de dissolution.

Les grains d'amidon des tubes criblés sont toujours nichés dans le protoplasme pariétal et jamais dans la vacuole centrale. Mais le plus souvent on les rencontre réunis en grand nombre aux extrémités des tubes près des cribles (fig. 56, pl. XXIV, fig. 35, pl. XXIII). L'amidon est presque toujours plus abondant à une extrémité du tube qu'à l'autre.

Les grains d'amidon des tubes criblés, en raison même de leur petitesse, ont été regardés par MM. Briosi et Kraus comme devant franchir les ponctuations des cribles. D'après le premier de ces observateurs, les grains les plus petits se rencontrent chez les plantes suivantes : *Silphium trifoliatum*, *Obeliscaria pulcherrima*, *Helianthus mollis* et *Pæonia officinalis*. Les plus gros se trouvent chez les *Ricinus communis*, *Silphium perfoliatum*, *Catalpa syringæfolia*, *Catalpa Kæmpferi*, *Datura tatula*, *Delphinium ciliatum*, *Bocconia cordata*.

M. Briosi croit avoir vu une fois un grain d'amidon engagé dans un pore de tube criblé ; mais il n'a prêté lui-même qu'une médiocre importance à cette observation ; c'est par des raisons d'un autre ordre, et pour la plupart fort discutables, qu'il croit pouvoir démontrer le passage direct des grains d'amidon à travers les perforations des cribles.

Quant aux expériences de M. Kraus par lesquelles cet observateur démontre le passage direct des grains d'amidon, par une compression artificielle, dans les perforations des cribles du pétiole de *Sparmannia africana*, on nous permettra de ne leur accorder que l'importance qu'elles méritent.

Pour ce qui nous concerne, nous n'admettons pas la manière de voir de M. Briosi et de M. Kraus. Les principales raisons de cette divergence de vues sont les suivantes :

1° Jamais, et chez aucune plante, nous n'avons rencontré de grains d'amidon engagés dans les pores des cribles;

2° Chez beaucoup de plantes les cribles ne sont pas réellement perforés pendant la période d'activité et cependant il existe de l'amidon dans les tubes;

3° Chez d'autres plantes où il existe de véritables perforations, les grains d'amidon présentent presque toujours un diamètre plus grand que celui des perforations. Nous ne citerons que deux exemples, mais ils sont particulièrement probants. Chez le *Ricinus communis* (tige), les grains d'amidon ont jusqu'à 3 μ de diamètre, tandis que les ponctuations sont beaucoup plus étroites : c'est ce que montre la figure 56, planche XXIV; chez le *Tecoma radicans* il en est de même;

4° Il n'est pas légitime de dire que la petitesse des grains soit une circonstance prouvant leur passage à travers les cribles; car dans beaucoup d'autres cellules il se forme des grains très petits, bien qu'ils ne soient pas destinés à traverser des ponctuations;

5° Si l'on admet le transport des substances ternaires par la voie des tubes criblés, il n'est pas nécessaire de supposer pour cela que les grains d'amidon doivent traverser tels quels les perforations des cribles.

Pour toutes ces raisons réunies, mais surtout parce qu'il n'existe aucune observation précise de grains d'amidon traversant les ponctuations des cribles, nous n'hésitons pas à rejeter, jusqu'à preuve du contraire, l'opinion émise par MM. Briosi et Kraus.

Les tubes criblés contiennent-ils du glucose en dissolution? Chez les *Rubus*, *Cucurbita*, etc., il n'en existe pas; mais n'ayant pas porté spécialement notre attention sur ce fait au sujet de toutes les plantes que nous avons étudiées, nous ne saurions formuler de conclusion générale.

CONTENU DES CELLULES-COMPAGNES

Au sujet du contenu des cellules-compagnes je ne saurais que confirmer les faits signalés par MM. Wilhelm, de Janczewski, Russow et Fischer concernant l'absence d'amidon. Même lorsque les tubes criblés contiennent de l'amidon, les cellules-compagnes en sont dépourvues (Vigne, *Tecoma*, *Ricinus*, etc.). Il en est de même lorsque, les tubes ne contenant pas d'amidon, le parenchyme environnant en est abondamment pourvu (*Rubus idæus*, *Rubus leucodermis*, etc.). J'ai bien rencontré parfois quelques grains amylacés dans les cellules-compagnes, mais je ne suis pas sûr que ces granulations appartenassent bien à ces cellules et qu'elles n'avaient pas été transportées par le rasoir.

Par contre le protoplasme des cellules-compagnes se montre toujours abondant, et fortement granuleux. Il paraît particulièrement riche en matières albuminoïdes; comme le contenu des tubes criblés, il prend une coloration plus intense sous l'action des réactifs colorants que celui des cellules du parenchyme ordinaire; et de plus, l'hypochlorite de soude a une action beaucoup plus lente que sur le contenu des cellules du parenchyme. Le protoplasme contient habituellement des vacuoles autour desquelles il circule; c'est ce que montre la figure 3, planche XXI, pour ce qui concerne en particulier les cellules-compagnes du *Cucurbita Pepo*.

Mais le fait qui nous paraît le plus intéressant dans l'histoire des cellules-compagnes, c'est le développement exagéré du noyau dans ces éléments. Toujours le noyau se montre plus volumineux et mieux caractérisé que dans toutes les autres cellules de parenchyme, bien que les cellules-compagnes soient habituellement les plus petits de ces éléments. Ce fait est constant chez toutes les Dicotylédones, aussi bien pour les feuilles que pour la tige et les racines; mais c'est principalement chez les Monocotylédones que le noyau des cellules-compagnes prend un développement considérable. En

effet il s'allonge, prend la forme d'un cylindre et occupe parfois la moitié, et même plus, de la longueur des cellules-compagnes. C'est chez les Orchidées (*Orchis*, *Ophrys*, etc.) et chez le *Convallaria* que nous avons pu constater ce fait avec la plus grande netteté (fig. 69, pl. XXIV).

M. Fischer, qui a constaté la présence du noyau dans les cellules-compagnes des feuilles, pense que la présence du noyau permet à ces cellules d'élaborer des substances albuminoïdes qui passeraient ensuite dans les tubes criblés. Il nous faut avouer que les connaissances physiologiques acquises aujourd'hui à la science concernant la fonction du noyau ne sont pas suffisantes pour faire admettre sans raisons et sans preuves l'hypothèse formulée par M. Fischer. Pour ce qui nous concerne, nous ne faisons aucune difficulté d'avouer que tout en enregistrant les faits concernant la présence et la dimension inusitée du noyau des cellules-compagnes, nous ne pouvons en tirer de conclusions fermes quant au rôle de ces éléments.

CHAPITRE VII

TRANSPORT DES MATÉRIAUX PAR LE LIBER

Aucune question n'est plus capitale pour la vie de la plante que celle de la circulation des substances élaborées ou nourricières; aucune question cependant n'a été délaissée à un plus haut degré par les botanistes. Il suffit pour se convaincre de ce fait de consulter les traités de physiologie de J. Sachs, Pfeffer, etc. On y trouve des indications sur la nature chimique des composés que renferment les plantes, quelques hypothèses sur la circulation; mais aucun fait précis n'est articulé.

Il est, je crois, tout à fait inutile d'insister sur la nécessité de la circulation des substances nourricières. Du Petit-Thouars, Turpin, Schleiden, etc., ne l'admettaient point il est vrai; mais nier l'élaboration des suc nourriciers dans les parties

vertes des plantes et leur transport ultérieur du lieu de formation au lieu d'utilisation, c'est admettre implicitement que l'eau puisée dans le sol peut suffire pour l'édification des substances si variées qui constituent la membrane et le contenu des éléments d'une plante; en un mot, c'est admettre, comme l'a dit avec raison M. Sachs, que toute matière est venue de rien à l'endroit où nous la trouvons.

Dès qu'on eut présumé (1) l'ascension de l'eau du sol par les vaisseaux du bois, il sembla tout naturel d'admettre la circulation des substances nourricières par les canaux du liber. Les preuves de cette hypothèse ne parurent pas absolument nécessaires. Dans tous les cas on n'a recherché des preuves expérimentales de cette circulation que dans l'étude des phénomènes consécutifs aux décortications annulaires; la formation d'un bourrelet volumineux à la lèvre supérieure de la plaie a paru à beaucoup de personnes une preuve évidente et irréfutable de la marche descendante des matériaux élaborés, par la voie des tubes criblés.

Disons tout de suite que la plupart des observateurs (2) qui ont porté leur attention sur cet ordre de phénomènes cherchaient à prouver autre chose que la circulation des substances élaborées, et que leurs observations concernent presque uniquement la forme extérieure et la position des bourrelets. M. Trécul lui-même, entraîné tout d'abord par le désir de réfuter la théorie des *phytons* et ensuite par la préoccupation de montrer qu'une décortication annulaire n'entraîne pas nécessairement la mort de l'arbre, a renfermé ses

(1) Hales, *Statique des arbres*.

(2) Buffon, *Mémoires de l'Académie des sciences*, 1738. — Hales, *Statique des arbres*. — Duhamel, *Physique des arbres*, t. II. — Du Petit-Thouars, *Deuxième exercice sur la végétation*. — Pollini, *Saggio di osserv. di spe-rienz.*, etc. Vérone, 1815. — Gaudichaud, *Comptes rendus*, 31 mai 1852 et 7 mars 1853. — Trécul, *Ann. des sc. nat.*, 3^e série, t. XIX et XX; 4^e série, t. III. — Faivre, *Ann. sc. nat.*, t. XII, 1869. — Niven, *Gardener's Magazine*, vol. XIV. — Knight, *Phil. Trans.*, 1803 et 1806. — Lindley, *Théorie de l'horticulture*. Tr. fr., 1841. — Hanstein, *Pringsheim's Jahrbücher*, 1860. — Guinier, *Bulletin de la Société d'études des Hautes-Alpes*, n° 17, 1^{er} janvier 1886.

observations dans le cercle des arguments qui lui étaient nécessaires pour ces deux démonstrations. Les recherches de Hanstein, effectuées spécialement dans le but d'apporter quelque lumière sur le phénomène de la circulation, présentent seules un certain intérêt au point de vue qui nous occupe, et les résultats de ces recherches peuvent être résumés brièvement dans les propositions suivantes :

1° Une bouture ordinaire développe des racines à son extrémité inférieure et une ou plusieurs pousses feuillées à sa partie supérieure. Si, avant de mettre en terre cette bouture, on pratique une décortication annulaire près de la partie inférieure, les racines naissent toutes au-dessus de cette décortication, c'est-à-dire à l'endroit où sont retenus les sucs nourriciers ;

2° Si, au lieu d'opérer une décortication annulaire complète, on laisse une bande longitudinale d'écorce joignant les deux lèvres de la plaie, tout se passe comme si la décortication n'avait pas eu lieu, cette bande servant à transmettre les substances de haut en bas ;

3° Lorsque sur une bouture déjà enracinée on vient à enlever un anneau d'écorce au-dessus des racines, celles-ci ne recevant plus de sucs nourriciers ne tardent pas à se flétrir, et il s'en développe de nouvelles au-dessus de la décortication ;

4° Dans le cas où la décortication est pratiquée à une assez grande distance du bout inférieur du rameau bouturé, il naît de petites racines à cette partie inférieure, et ces racines sont d'autant plus développées et plus nombreuses qu'il existe une plus grande distance entre elles et la décortication ;

5° Si une opération de cette nature est pratiquée sur une plante à faisceaux bicollatéraux, il se forme généralement des racines au-dessous et au-dessus de la décortication ; la vigueur des racines inférieures est en rapport étroit avec le développement relatif du liber interne, qui peut seul leur fournir des matériaux nutritifs.

Comme on le voit par cet exposé, qui résume brièvement toutes les preuves que l'on connaît actuellement du transport

des substances élaborées par la voie du liber, il reste encore bien des points à préciser et bien des lacunes à combler :

1° On n'a donné aucune preuve *directe* de la progression des substances élaborées dans les éléments libériens ;

2° En supposant même que le rôle conducteur du liber soit prouvé d'une façon irréfutable, il est bon de montrer que ce rôle appartient en propre à une catégorie des éléments qui constituent ce tissu ;

3° Les expériences de Hanstein ne nous permettent pas de dire si les substances transportées sont uniquement des matières albuminoïdes ou bien à la fois des substances tertiaires et des substances albuminoïdes ;

4° Le mécanisme intime de ce transport a été considéré jusqu'à ce jour comme tout à fait indépendant des phénomènes connus de mouvements protoplasmiques. Notre nouvelle manière de voir sur la vitalité propre du protoplasme des tubes criblés remet la question à l'ordre du jour ;

5° Enfin on peut se demander si l'étude attentive des tubes criblés à l'état frais ne permettrait pas de préciser le sens du transport dans le liber.

Nous nous proposons de répondre autant que possible à ces diverses questions dans les paragraphes suivants.

A. PROPRIÉTÉS CONDUCTRICES SPÉCIALES DES ÉLÉMENTS LIBÉRIENS.

Nous avons eu l'occasion de montrer, dans un chapitre précédent, que la perforation des cloisons criblées est extrêmement douteuse chez un très grand nombre de plantes. La structure des cribles, chez ces dernières plantes, ne paraît pas différer essentiellement de celles que présentent les membranes de cellules appartenant au parenchyme mou (Baranetzki) ; la difficulté du passage doit être la même dans l'un et l'autre cas. Au point de vue purement histologique, le rôle spécialement conducteur du liber n'est donc évident que pour un certain nombre de plantes chez lesquelles les cribles sont nettement perforés.

L'expérimentation a-t-elle résolu cette question d'une manière irréfutable? Je ne le crois pas, car les observations sur les bourrelets consécutifs aux décortications portent plutôt sur des apparences extérieures que sur les changements plus intimes survenus à la suite de cette opération. Celles de M. Trécul, qui sont de beaucoup les plus complètes et les plus précises, ne nous renseignent pas sur le développement relatif des divers tissus au-dessus et au-dessous de la plaie. En outre, l'éminent observateur n'a pas porté son attention sur les contenus des éléments.

Les expériences de Hanstein sur la formation des racines adventives dans le cas de plantes pourvues de faisceaux bicolatéraux ou médullaires sont seules démonstratives; encore ne nous prouvent-elles pas le rôle spécialement conducteur des tubes criblés aux dépens des autres éléments du liber.

Nous avons eu l'occasion de répéter la plupart des expériences exécutées par nos devanciers, et nous avons pu recueillir un certain nombre d'observations qui leur avaient échappé. Ces faits, ajoutés à d'autres, d'ordre plus intime, nous paraissent constituer une preuve suffisante de la conductibilité spéciale du liber et en particulier des tubes criblés.

Décortications annulaires (1). — Une décortication annulaire pratiquée sur une branche d'arbre au printemps détermine des manifestations de deux sortes : les unes générales, les autres locales. Au nombre des manifestations générales, on peut citer une végétation plus rapide et plus énergique de la branche dans l'année de l'opération, pourvu que l'incision soit faite après l'épanouissement des feuilles; les fleurs sont plus nombreuses et les fruits plus gros que sur les autres branches. C'est ainsi qu'une décortication annulaire opérée sur une branche de Vigne a eu pour effet de provoquer un accroissement exagéré des raisins portés par cette branche; tous les fruits d'un Châtaignier avaient avorté, à l'exception d'un seul appartenant à une branche opérée.

(1) H. Lecomte, *Journal de botanique*, 1887, n^{os} 17 et 18.

Ces faits montrent évidemment que les substances nutritives se trouvent accumulées en plus grande quantité au-dessus de l'incision annulaire à la suite de la décortication.

A côté de ces manifestations utiles qui sont la conséquence rapprochée de la décortication, il en faut signaler d'autres, plus tardives, et qu'on pourrait désigner sous le nom de manifestations morbides : les feuilles jaunissent et tombent plus tôt que celles des autres branches ; puis la mort de toute la partie supérieure à la décortication sera, dans les années suivantes, la conséquence fatale de l'opération, si les deux bourrelets formés aux lèvres de la plaie ne viennent pas à se réunir.

Les manifestations locales déterminées par les décortications nous paraissent plus intéressantes : les deux lèvres de la plaie se cicatrisent par la formation d'un bourrelet qui se montre généralement plus développé à la lèvre supérieure. Mais ce qu'il importe surtout de remarquer, c'est que la branche s'accroît fortement en diamètre au-dessus de la plaie, tandis qu'au-dessous l'accroissement se montre nul ou très faible ; c'est là un fait général, qui se présente avec une intensité variable suivant que la branche mutilée est plus ou moins bien pourvue de feuilles. Le tableau suivant résume les mesures effectuées au mois de septembre sur des matériaux décortiqués dans la première quinzaine du mois de juin. Les sections ont été faites à environ 2 centimètres au-dessus et au-dessous des lèvres de la décortication.

ESPÈCES ÉTUDIÉES	RAYON DE LA BRANCHE jusqu'au CAMBIUM		ÉPAISSEUR DES DIVERS TISSUS EXTÉRIEURS AU CAMBIUM					
			LIBER JUSQU' AUX FIBRES EXTRA- LIBÉR. EXCLUSI- VEMENT		FIBRES ET ÉCORCE		ÉPAISSEUR TOTALE	
	au-dessus de la plaie	au-dessous de la plaie	au-dessus	au-dessous	au-dessus	au-dessous	au-dessus	au-dessous
<i>Castanea vesca</i>	325 (1)	295	115	70	37	34	152	104
<i>Sambucus nigra</i>	330	240	100	65	45	45	165	90
<i>Cissus quinquefolia</i>	170	100	116	56	160	128	276	184
<i>Juglans regia</i>	318	262	90	53	65	45	155	98
<i>Vitis vinifera</i>	240	146	114	60	128	80	242	140
<i>Corylus Avellana</i>	325	240	35	20	40	30	75	50
<i>Carpinus betulus</i>	260	150	110	45	40	25	145	70
<i>Prunus domestica</i>	191	155	55	18	40	32	103	50
<i>Quercus Robur</i>	400	290	80	45	25	18	105	63

La comparaison des mesures indiquées dans le tableau ci-dessus permet de constater que la région extérieure au cambium a subi un accroissement relatif plus considérable que le bois. Pour le *Prunus domestica*, le rapport des rayons du bois est $\frac{191}{155} = 1,2$, tandis que celui des épaisseurs des régions extérieures au cambium est $\frac{103}{50} = 2,06$. Chez le *Sarothamnus*

scoparius, non compris dans le tableau précédent, l'épaisseur de la couche formée par le liber et l'écorce a plus que doublé, tandis que le rayon de la tige jusqu'au cambium n'est qu'une fois et demie plus grand au-dessus qu'au-dessous:

Mais ce qui est plus caractéristique, c'est que dans la région extérieure au cambium c'est le liber qui a pris l'accroissement le plus considérable. Chez le *Sambucus nigra*, par exemple, l'écorce n'a pris aucun accroissement, tandis que le liber s'est énergiquement développé en épaisseur. Chez le *Prunus domestica*, cette épaisseur du liber a triplé, tandis que l'écorce n'a subi qu'un accroissement beaucoup moindre. Il suffit de

(1) Les nombres indiqués représentent des divisions du micromètre oculaire et non pas des millièmes de millimètre.

comparer les mesures indiquées, pour voir que ce fait est constant. Nous pouvons donc formuler les conclusions suivantes :

1° La tige tout entière a subi au-dessus de la mutilation un notable accroissement en épaisseur, tandis qu'au-dessous cet accroissement se montre nul ou très faible ;

2° L'ensemble du liber et de l'écorce s'est accru en plus forte proportion que le bois ;

3° Dans cette zone extérieure, le liber surtout a pris une grande épaisseur.

Les faits que nous venons d'énoncer n'avaient pas été précisés par nos devanciers. On s'était contenté de dire que la tige s'accroît plus au-dessus de la décortication qu'au-dessous.

Sans entrer plus avant dans l'examen des conséquences diverses de la décortication annulaire, nous pouvons dire que le développement exagéré du liber au-dessus de la plaie montre que ce tissu est plus riche que l'écorce en substances nutritives capables d'être utilisées pour l'accroissement.

Mais les résultats sont tout différents si au lieu d'enlever les tissus jusqu'au cambium on se contente de gratter l'écorce jusqu'aux fibres extra-libériennes en se gardant autant que possible de toucher au liber. Malheureusement il est à peu près impossible d'arriver exactement à ce résultat. Cependant des expériences que nous avons faites sur le *Sambucus nigra*, le *Cissus quinquefolia*, la Vigne et le Tilleul, nous ont permis de constater les faits suivants :

1° Les bourrelets, formés presque uniquement de liège, sont sensiblement de même volume aux deux lèvres de la plaie ;

2° L'accroissement de la tige en diamètre n'est pas plus considérable au-dessus de la décortication qu'au-dessous ;

3° L'écorce contient une assez grande quantité d'amidon accumulée dans ses cellules au-dessus de la décortication ; il en existe beaucoup moins au-dessous.

Ces derniers faits, beaucoup mieux que les premiers, prouvent que le liber possède des propriétés essentiellement conductrices pour les substances nourricières de la plante.

1° *Effets produits par les sections et par l'action de l'alcool*

sur la disposition des contenus dans les éléments. — Nous avons déjà montré plus haut, en étendant à d'autres plantes et à d'autres organes l'observation de M. Fischer sur le pétiole de la Courge, qu'une section transversale opérée sur un organe détermine l'accumulation, sur les faces des cribles, du contenu muqueux des tubes criblés. Ce fait se produit sur une longueur variable suivant les plantes considérées, mais avec une constance remarquable; il est vrai pour tous les organes d'une plante, aussi bien chez les Monocotylédones que chez les Dicotylédones. Au contraire, cette accumulation des contenus est le plus souvent nulle ou très faible dans les autres éléments du liber et dans les cellules de l'écorce.

Ce phénomène ne peut être dû qu'à la circulation des matériaux vers la section et en effet la tranche du liber est toujours humide après une opération de cette nature.

L'effet que produit l'alcool dans ces conditions et qui se combine à l'effet de la section prouve que l'alcool pénètre beaucoup plus facilement par les tubes criblés que par les autres éléments. Les tubes criblés sont donc les éléments les plus conducteurs de la région extérieure au cambium.

2° *Observation directe du passage des contenus à travers les cribles.* — Chez les plantes où la perforation des cribles est parfaitement établie et en particulier chez la Courge, la Vigne, le Tilleul, nous avons observé maintes fois des boutons muqueux traversant les cribles et pénétrant d'un tube dans l'autre. Ces boutons muqueux sont presque toujours détruits par l'action de l'alcool. Les figures 4, 5 et 7 de la planche XXI montrent nettement chez la Courge des espèces de gouttelettes allongées traversant les cribles et pénétrant sur une grande longueur dans le contenu du tube voisin.

Ajoutons qu'au printemps, dans les plaques calleuses de la Vigne, on voit nettement des boutons de même nature s'insinuer dans les stries des plaques calleuses.

Des faits que nous venons de signaler il résulte que le liber est doué d'un pouvoir conducteur beaucoup plus considérable que les autres tissus pour les substances autres que l'eau, et

que dans le liber les tubes criblés possèdent cette propriété au degré le plus élevé.

B. NATURE DES SUBSTANCES TRANSPORTÉES PAR LA VOIE DU LIBER.

Nous avons dit dans un chapitre précédent que le contenu des tubes criblés en activité se compose d'un revêtement de protoplasme pariétal contenant de l'amidon chez un grand nombre de plantes et d'une grande vacuole dont l'eau tient des substances albuminoïdes en dissolution.

Ou bien les substances albuminoïdes circulent seules dans les tubes criblés, ou bien ces éléments transportent à la fois des substances albuminoïdes et des substances ternaires. Si nous parvenons à montrer que dans la plupart des cas les substances ternaires n'empruntent pas la voie des tubes criblés pour passer d'une région à l'autre de la plante, nous aurons démontré par là que les substances albuminoïdes circulent seules dans ces éléments.

Il ne peut plus être question du passage direct des grains d'amidon à travers les ponctuations des cribles ; nous avons établi précédemment l'impossibilité de ce passage. Si les cribles laissent passer des substances ternaires solubles, il est de toute évidence qu'une décortication annulaire arrêtant la marche de ces substances, elles s'accumuleront dans les tubes criblés les plus voisins de la section et s'y présenteront sous la forme de grains d'amidon.

Or, dans les expériences dont nous avons relaté précédemment quelques-unes des conséquences, nous avons constaté que chez les *Vitis vinifera*, *Juglans regia*, *Cissus quinquefolia*, *Cerasus Padus*, *Quercus Robur*, etc., il existe une quantité considérable de grains d'amidon dans l'écorce, le parenchyme libérien, les rayons médullaires et la région la plus externe de la moelle au-dessus de la mutilation ; les régions correspondantes situées au-dessous en contiennent beaucoup moins ou même en sont presque complètement dépourvues (*Vitis vinifera*, *Cerasus Padus*, *Quercus Robur*) ; il n'en existe plus

que très peu dans les rayons médullaires et la moelle au niveau de la section; enfin chez le *Vitis vinifera*, dont les tubes criblés contiennent de l'amidon en temps ordinaire, les tubes situés près de la section n'en renferment pas plus que les autres, mais possèdent un contenu riche en substances albuminoïdes.

En outre, dans les divers cas où il nous a été possible de surprendre sur le fait le passage du contenu d'un tube dans le tube voisin, nous n'avons pu voir que des substances albuminoïdes dont les boutons muqueux passent d'un tube à l'autre.

De ces faits nous croyons qu'il est légitime de tirer les conclusions suivantes :

1° Les tubes criblés ne paraissent pas habituellement destinés à transporter autre chose que des substances albuminoïdes ;

2° L'amidon et les substances ternaires sont contenus dans le parenchyme (écorce, parenchyme libérien, rayons médullaires, moelle) ; les substances ternaires paraissent donc passer d'une cellule à l'autre dans ces diverses catégories de parenchyme ;

3° L'absence d'amidon dans la moelle au niveau d'une décortication paraît montrer que la moelle et les rayons médullaires sont dépourvus de toute faculté de transport dans le sens longitudinal d'un organe ; mais qu'à une hauteur donnée de cet organe les rayons médullaires permettent le passage des substances ternaires de l'écorce dans la moelle et réciproquement.

C. MÉCANISME INTIME DU TRANSPORT DES SUBSTANCES DANS LES TUBES CRIBLÉS.

Nous avons déjà signalé précédemment les raisons pour lesquelles nous considérons les tubes criblés comme des éléments vivants. Il nous reste à montrer comment cette condition nous paraît favorable à la circulation des substances élaborées. Les botanistes qui font des tubes criblés des éléments

morts (J. Sachs, Van Tieghem, etc.) et leur attribuent un rôle purement passif ne peuvent expliquer la marche des matériaux que par un phénomène de diffusion puissamment aidé par la destruction progressive de ces substances au lieu d'emploi.

Ces deux causes réunies, s'exerçant même dans les conditions les plus favorables, sont impuissantes à expliquer la migration souvent fort rapide des substances de réserve. En quelques semaines, une quantité considérable de sucre parcourt une tige de Pomme de terre et se retrouve sous forme d'amidon dans les tubercules. Chez les *Helianthus* et *Cucurbita*, comme l'a démontré M. Sachs, les substances ternaires élaborées pendant le jour dans le limbe des feuilles passent rapidement dans la tige par la voie du pétiole. Les faits de cette nature sont beaucoup plus difficiles à vérifier quand il s'agit des substances albuminoïdes, car on ne les retrouve pas sous la forme de corps figurés. Cependant, quand de jeunes pousses s'allongent rapidement, il faut que dans les parties anciennes la marche des substances albuminoïdes soit en rapport avec l'énergie de l'accroissement.

Or, si on veut expliquer cette migration rapide en invoquant simplement les phénomènes de diffusion, on se heurte tout de suite à une difficulté insurmontable; en effet, la diffusion est un phénomène extrêmement lent.

M. Stephan (1) a trouvé, après Graham, que dans un tube contenant de l'eau et plongeant dans une solution de chlorure de sodium au $\frac{1}{40}$, il faut trois cent dix-neuf jours à 1 milligramme de chlorure de sodium pour s'élever à une hauteur de 1 mètre. La même quantité de sucre exige deux ans sept mois. Enfin 1 milligramme d'albumine mettrait jusque quatorze ans pour effectuer le même trajet.

M. Hugo de Vries (2) a répété ces expériences dans d'autres

(1) Stephan, *Sitzungsberichten der Wiener Akademie*, 1879, II, Abth. S. 214.

(2) H. de Vries, *Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze* (*Bot. Zeitg*, 1885, nos 1 et 2).

conditions, en se servant de longs tubes plongeant dans un liquide coloré par le bichromate de potasse, le sulfate de cuivre, etc., et il a mesuré les hauteurs auxquelles ces liquides avaient atteint après un temps déterminé. Il a trouvé environ 50 centimètres pour le bichromate de potasse et 20 centimètres pour le sulfate de cuivre après trois mois. Il a même remplacé l'eau des tubes par une gelée très aqueuse (1) et il a trouvé que la difficulté de diffusion était à peu près la même que dans l'eau.

La conclusion à tirer de ces diverses expériences, c'est que la diffusion est un phénomène extrêmement lent et par cela même impuissant à expliquer les faits de migration rapide si communs chez les plantes.

Le fondateur de la théorie du transport par diffusion ne pouvait ignorer ces faits, mais il chercha à tourner la difficulté en montrant que la tension considérable qui existe à l'intérieur du liber active la diffusion et entraîne les substances plastiques vers le lieu d'emploi.

Nous sommes très loin de nier l'importance de cette dernière observation; mais elle ne suffit pas à expliquer les faits connus si on admet toujours la passivité du protoplasme des tubes criblés. Nous ne saurions mieux faire d'ailleurs que de citer textuellement M. Sachs, pour montrer qu'il n'était pas loin d'admettre la manière de voir que nous soutenons : « Ce simple fait que les phénomènes de diffusion dont une cellule est le siège sont altérés subitement et d'une manière frappante dès qu'une cause quelconque tue cette cellule sans l'endommager, montre assez que les forces moléculaires propres à la vie reposent sur un état intérieur et inconnu des organes cellulaires, que nous ne parviendrons jamais à imiter artificiellement. »

Pour ce qui nous concerne, les phénomènes suivants nous paraissent jouer le rôle le plus important au point de vue du transport par les tubes criblés :

(1) H. de Vries, *Maandblad voor natuurwetenschappen*, II Reihe. Bd. 1884, Nr. 8.

1° La *diffusion* joue évidemment un rôle considérable dans le fonctionnement des tubes criblés ; mais, nous venons de le voir, les effets seraient très lents dans les conditions ordinaires. Heureusement deux circonstances viennent modifier ces conditions pour activer ces échanges. En effet dans les expériences relatées plus haut la température était la même pour tout l'appareil ; chez une plante, au contraire, les parties souterraines ne suivent pas exactement les mêmes variations de température que les parties aériennes. De plus, la tension des tissus, toujours très grande dans le liber des Dicotylédones, pousse nécessairement les substances contenues dans les cellules vers les points où cette pression est la plus faible, c'est-à-dire vers les régions du végétal où les substances transportées doivent être utilisées.

Les phénomènes de diffusion sont donc probablement activés : 1° par la différence de température que présentent les diverses parties de la plante ; 2° par la tension considérable (prouvée par l'effet des incisions) du liber ; 3° par la destruction des substances dans certaines parties de la plante, surtout dans les régions où les tissus s'accroissent rapidement.

2° De plus nous avons reconnu que le protoplasme des tubes ne reste pas passif. M. Velten (1) avait déjà signalé des mouvements protoplasmiques dans les tubes criblés. Ceux des *Cucurbita maxima*, *Cucurbita melanosperma* et *Vitis vinifera* nous en ont fourni des exemples très nets (voy. p. 285). C'est seulement quand les tubes criblés ont perdu leur revêtement pariétal de protoplasme, que leur activité s'éteint au point de vue du transport des substances albuminoïdes. Si le protoplasme était mort, s'il ne jouait aucun rôle, pour quelle raison les tubes criblés ne contiendraient-ils et ne conduiraient-ils plus de substances albuminoïdes après la disparition de ce protoplasme ? Pour nous, la vitalité du protoplasme des tubes criblés n'est pas seulement un fait que nous avons tout d'abord

(1) Velten, *loc. cit.*

constaté, mais une nécessité qui s'impose quand on veut expliquer le rôle de ces éléments.

D. SENS SUIVANT LEQUEL S'EFFECTUE LE TRANSPORT.

Enfin il nous reste un dernier point à étudier, non le moins important, c'est le sens de la marche des matériaux dans les tubes criblés.

Nægeli le premier avait constaté que, dans les préparations intéressant les tubes criblés, on trouve toujours les substances albuminoïdes accumulées d'un côté du crible beaucoup plus que de l'autre. Il en avait conclu, non sans quelque raison, que, les substances devant filtrer à travers les cribles, leur accumulation sur une face indiquait évidemment qu'elles avaient été arrêtées par l'obstacle et que ces amas pouvaient montrer le sens du courant.

Nous avons vu dans un chapitre précédent qu'en réalité ces amas ne sont qu'une conséquence du mode opératoire et qu'ils n'existent pas dans les matériaux convenablement traités. Le criterium indiqué par Nægeli est donc tout à fait illusoire ; il fallait en chercher un autre ; nous croyons le trouver dans les considérations suivantes :

1° *Effets produits par les décortications annulaires.* — Les résultats obtenus par Hanstein (voy. p. 295) montrent que dans la tige le liber est habituellement le siège d'un courant descendant pendant la période végétative. Les expériences que nous avons faites sur des branches d'arbres ou d'arbustes nous ont montré que, dans le cas d'une décortication annulaire, le liber prend toujours au-dessus de la plaie un accroissement considérable, mais qu'au-dessous cet accroissement se montre au contraire nul ou très faible (*Castanea vesca*, *Sambucus nigra*, *Cissus quinquefolia*, *Juglans regia*, *Vitis vinifera*, *Corylus Avellana*, *Carpinus betulus*, *Prunus domestica*, *Quercus Robur*, *Pinus sylvestris*, *Sorothamnus scoparius*, *Populus tremula*, etc.). Le bois de nouvelle formation développé au-dessus de la décortication ne se lignifie qu'en certains points,

mais les éléments non lignifiés contiennent une quantité considérable de substances albuminoïdes (*Cerasus Padus*, etc.).

Ces faits, ajoutés à ceux qui ont été signalés par Hanstein, prouvent que les substances élaborées suivent pendant la période végétative une marche descendante dans la tige.

2° *Situation des corps figurés dans les tubes criblés.* — Si dans les matériaux frais ou bouillis les substances albuminoïdes paraissent réparties en même quantité dans les tubes criblés, il n'en est pas de même habituellement pour les corps figurés, grains d'amidon et globules albuminoïdes. Les exemples suivants vont le montrer suffisamment :

Vitis vinifera (tige). — Les amas de substances albuminoïdes se trouvent à la face supérieure des cribles. Le courant paraît donc dirigé vers le bas.

Tilia platyphylla. — Globules albuminoïdes au-dessus des cribles dans le liber de la tige. Courant vers le bas.

Rubus idæus. — Globules à la face supérieure des cribles, dans une tige ordinaire pourvue de feuilles.

Globules au-dessous des cribles, dans une jeune pousse souterraine.

Dans une longue branche enracinée par son extrémité libre, la situation des globules indiquait un courant dirigé vers la plante mère, pour la partie la plus voisine de celle-ci, et un courant vers les racines, pour la partie la plus rapprochée des racines adventives.

Rubus crataegifolius. — Résultats identiques à ceux du *Rubus idæus*.

3° *Boutons muqueux traversant les cribles.* — Quand les perforations des cribles sont très grandes et que les contenus passent directement sans phénomène de diffusion d'un tube à l'autre, il se forme souvent des boutons muqueux, des sortes de gouttelettes allongées pénétrant d'un tube dans le tube suivant. Nous avons constaté ce fait chez le *Vitis vinifera* et les divers *Cucurbita*. Ici encore le courant était dirigé vers le bas (fig. 3 et 7, pl. XXI).

4° *Pénétration du contenu des tubes dans les stries des*

plaques calleuses. — Quand le contenu des tubes s'insinue dans les stries des plaques calleuses, chez le *Cucurbita maxima*, cette pénétration se fait encore par la face supérieure. Les contenus se dirigent donc vers les racines.

Comme on le voit par les faits que nous venons de signaler, les tubes criblés de la tige paraissent être le siège d'un courant descendant pendant la période d'activité.

Mais l'exemple des *Rubus* montre aussi que, dans une jeune pousse souterraine en voie de développement, le courant se dirige de la plante mère vers l'extrémité végétative.

CHAPITRE VIII

MODIFICATIONS APPORTÉES DANS LES TUBES CIBLÉS PAR L'ÂGE ET LES SAISONS

L'étude des modifications apportées par l'âge et les saisons dans les tubes criblés a été abordée par MM. de Janczewski et Russow, pour ce qui concerne un certain nombre d'Angiospermes; mais elle demande encore de nouvelles recherches, poursuivies pendant un grand nombre d'années. Les résultats que nous avons obtenus à ce point de vue ne sont pas assez nombreux pour nous permettre de traiter complètement cette partie intéressante de l'histoire des tubes criblés. Nous nous proposons de continuer les recherches que nous avons commencées, et nous nous contenterons, dans le présent chapitre, de signaler un certain nombre de faits qui nous paraissent définitivement établis.

1° *Poirier*. — Tous les ans la tige du Poirier donne naissance à une couche libérienne comprenant une zone de liber mou et une zone fibreuse (de Janczewski); or, en été, la zone récemment formée contient seule des tubes criblés actifs; dans la zone de l'année précédente et dans toutes les zones plus anciennes, les tubes sont tous passifs.

Il en résulte qu'à la fin de leur première année d'existence les tubes criblés du Poirier se ferment par un cal; celui-ci se

dissout l'année suivante; pendant la durée de cette dissolution du cal, le protoplasme disparaît peu à peu, et le tube paraît définitivement rempli d'eau; les cribles sont débarrassés du cal qui les enveloppait et les ponctuations se montrent sous la forme de fins canaux traversant la membrane criblée.

2° *Vigne*. — Chez la Vigne, la période d'activité des tubes criblés dure plus longtemps que chez le Poirier.

En effet, les tubes formés pendant l'année acquièrent des plaques calleuses en automne. Ces plaques durent tout l'hiver, mais au printemps suivant elles se détruisent, et les cribles se trouvent de nouveau ouverts.

Au moment de l'apparition des plaques, la substance albuminoïde des vacuoles libériennes se détruit peu à peu, et en hiver il ne reste plus guère dans les tubes que le revêtement protoplasmique avec une vacuole contenant un liquide à peu près complètement aqueux. Quant aux grains d'amidon, ils ont disparu tous ou presque tous. Au printemps suivant, le protoplasme des tubes s'insinue dans les fines stries des cals; la coloration jaunâtre de ces stries devient de plus en plus nette; en même temps le cal diminue peu à peu d'épaisseur, tout en conservant des contours bien nettement définis. Enfin, au bout d'un certain temps, on voit que la cloison criblée est revenue à son état primitif; elle présente, comme pendant la première année, de réelles perforations. La vacuole a repris son contenu gélatineux; de nouveaux grains d'amidon naissent dans le protoplasme pariétal; une nouvelle période d'activité commence pour les tubes criblés.

Mais, à la fin de la deuxième année, le cal apparaît de nouveau, et développe rapidement, à l'approche de l'hiver, des plaques calleuses de chaque côté des cribles. Le contenu épais des vacuoles disparaît; le protoplasme pariétal perd toute activité; il est d'ailleurs appelé à une rapide destruction.

Le cal formé ainsi à la fin de la deuxième année est presque toujours plus développé que celui de la première année; la striation est beaucoup moins apparente. D'après MM. de

Janczewski et Russow, ce cal de la deuxième formation serait appelé à disparaître au commencement de la troisième année. Nous avons trouvé, en effet, des exemples d'une destruction aussi rapide; mais, en revanche, nous avons vu souvent le cal persister très longtemps sans disparaître; il perd alors peu à peu la propriété de fixer les réactifs colorants, et ses bords deviennent irréguliers.

Le mode de destruction du cal se montre d'ailleurs très différent de celui que nous venons d'indiquer plus haut pour le cal de première année. C'est par la surface qu'il se dissout peu à peu; ses bords semblent se fondre dans le liquide qui remplit le tube; l'épaisseur du cal diminue insensiblement, et, en fin de compte, il ne reste plus que la cloison cellulosique, permettant une libre communication entre les deux éléments successifs. Dès le moment où le protoplasme pariétal a perdu son activité, le contenu de la vacuole est devenu peu à peu complètement aqueux. Le tube peut être alors considéré comme passif.

3° *Rosier*. — Le liber du *Rosa rubiginosa*, que j'ai spécialement étudié à ce point de vue, comprend des tubes criblés assez rares, à cloisons terminales peu inclinées et généralement pourvues d'un crible unique. La durée de la période d'activité est la même que pour la Vigne (deux ans); mais une différence importante peut être établie entre ces deux végétaux; en effet, chez le *Rosa*, les cribles ne développent pas de cal à la fin de la première année; en deux mots, le cal transitoire, analogue à celui de la Vigne, n'existe pas.

Quant à la durée exacte de la période d'activité, je ne saurais la préciser; tout ce que je puis dire, c'est que le cal définitif apparaît dans la deuxième année de l'existence des tubes.

4° *Tilleul*. — Chez le Tilleul, les derniers tubes formés restent complètement ouverts pendant plusieurs années, aussi bien pendant l'hiver que pendant l'été; et, quand le cal apparaît, l'époque même de cette apparition ne se montre aucunement en relation avec l'alternance des saisons de l'année; le cal apparaît tout aussi bien en été qu'en hiver. Après un

certain temps, le contenu s'est modifié; il ne reste plus que des granulations protoplasmiques à la surface interne du tube. Enfin le cal se dissout et les cribles restent définitivement ouverts. Mais les tubes ont perdu leur activité du moment où le protoplasme a perdu ses caractères propres. La période passive ne commence pas, comme le croit M. de Janczewski, au moment où le cal est complètement dissous, mais bien plutôt au moment où la gelée disparaît.

Comme on peut le voir par l'exposé qui précède, le Tilleul se distingue de la Vigne en ce que l'époque d'apparition du cal est indépendante des saisons chez le Tilleul, tandis qu'elle est liée à l'apparition de l'hiver chez la Vigne. De plus, chez cette dernière plante, il se développe un cal provisoire à chaque hiver; chez le Tilleul, il ne se produit que des cals définitifs.

D'après M. de Janczewski, les *Fagus sylvatica*, *Rosa canina* et *Aristolochia Siphon*, se comportent comme le Tilleul. M. Russow y a ajouté les *Rhamnus cathartica*, *Rosa Gmelini*, *Berberis vulgaris*, *Atragene alpina*, *Ilex Aquifolium*, *Ficus carica*, *Coriaria myrtifolia* et *Nerium Oleander*; enfin, M. Russow a constaté qu'il en est encore de même pour les plantes de serre qu'il a étudiées. Nous pouvons confirmer ce dernier fait pour les *Piper*, *Macropiper*, *Ficus*, etc.

L'évolution des tubes criblés se montre donc sous des aspects multiples; nous ne saurions à présent fournir la raison physiologique de ces différences; mais une étude attentive et longuement poursuivie de l'évolution du liber viendra sans doute résoudre ce t important problème.

Pour ce qui concerne les causes du développement du cal, nous ne pouvons que consigner ici les résultats de quelques expériences que nous avons effectuées sur les *Cucurbita*, *Ampelopsis* et *Vitis*.

1^o *Cucurbita*. — Nous avons fait, à la même époque, des semis de *Cucurbita maxima*, *C. melanosperma* et *C. moschata*. Pour chacune de ces espèces, nous avons deux catégories de semis, les uns à la lumière, les autres à l'obscurité. Nous

avons ensuite observé le liber de la tige hypocotylée des jeunes plantes ainsi obtenues.

Cucurbita maxima. — Les tubes criblés de la tige hypocotylée dans les germinations obtenues en pleine lumière ont leurs cribles ouverts; il n'existe pas de plaques calleuses développées; le contenu des tubes est normal. Au contraire, dans les germinations obtenues à l'obscurité on rencontre des plaques calleuses dont l'épaisseur atteint jusque trois, quatre et même cinq fois le diamètre du tube criblé (fig. 18, 19, 23, 24 et 25, pl. XXII). On trouve, d'ailleurs, tous les intermédiaires entre les cribles à peine épaissis de la région la plus voisine du cambium et les cribles à cal volumineux de la région externe; le diamètre des tubes est plus faible que celui des tubes appartenant aux germinations faites à la lumière; enfin, le contenu des tubes se compose du protoplasme pariétal et d'un liquide très épais qui remplit la vacuole.

Nous avons remis à la lumière des germinations obtenues à l'obscurité; au bout d'un mois, l'observation nous a montré que les cals très épais de la région externe du liber ont conservé leur volume; mais ceux qui étaient moins développés et qui appartenaient à la région interne ont disparu; les cribles sont nettement ouverts.

Inversement, dans les germinations obtenues à la lumière et placées ensuite à l'obscurité pendant un mois, les cloisons criblées s'étaient épaissies; celles de l'extérieur possédaient des plaques calleuses bien caractérisées.

Nous avons obtenu les mêmes résultats pour les germinations de *Cucurbita melanosperma* et *moschata* observées dans les mêmes conditions; mais chez ces deux dernières espèces, le cal était moins volumineux que chez le *Cucurbita maxima*, pour les germinations obtenues à l'obscurité.

2° *Vitis vinifera*. — Une jeune pousse de Vigne observée en hiver contenait dans le liber de sa tige des cals bien développés. Placée dans une serre au commencement de janvier, elle y est restée jusqu'au 10 février. Nous avons observé qu'à cette époque, le contenu des tubes était plus riche en matières

albuminoïdes; de plus, les cribles de la région voisine du cambium étaient ouverts; ceux qui étaient plus à l'extérieur possédaient encore des plaques calleuses bien nettes; mais les stries jaunâtres correspondant aux ponctuations se montraient beaucoup plus prononcées qu'à l'époque de la mise en serre (fig. 35, pl. XXIII). Sans aucun doute, si l'expérience avait duré plus longtemps, nous aurions assisté à la dissolution du cal; mais la saison était déjà trop avancée et les résultats que nous aurions obtenus, en prolongeant cette expérience, n'auraient pu que s'ajouter au phénomène de dissolution normale dû au retour du printemps.

3° *Ampelopsis humulifolia*. — Un jeune plant d'*Ampelopsis humulifolia*, observé en été, ne contenait que quelques cals dans le liber de la tige. Maintenu à l'obscurité pendant un mois, il a pris une longueur beaucoup plus considérable que les plants semblables laissés à la lumière, et dans les parties nouvellement formées nous avons rencontré de nombreux cribles pourvus de plaques calleuses.

Les résultats que nous venons de consigner montrent que le développement du cal est sous la dépendance des phénomènes de nutrition, puisque la végétation à l'obscurité détermine l'accroissement du cal. Dans ces conditions, la fonction chlorophyllienne est supprimée et le dégagement de vapeur d'eau notablement diminué.

Il pouvait paraître intéressant de voir si le liber des plantes à feuilles persistantes se comporte en hiver comme celui des plantes à feuilles caduques. Nous avons étudié, à ce point de vue, le genre *Quercus* dont certaines espèces conservent leurs feuilles en hiver (*Quercus Mirbeckii*, *Q. Ilex*, *Q. ballota*, *Q. coccifera*, *Q. pseudo-coccifera*, etc.), tandis que les autres les perdent à l'automne (*Q. Robur*, *Q. libani*, *Q. olivæformis*, *Q. phellos*, *Q. macrocarpa*, *Q. alba*, etc.). Or nous avons trouvé qu'il se développe en hiver des plaques calleuses aussi bien sur les premiers que sur les seconds. Bien mieux, les feuilles de *Q. ballota*, *Q. coccifera* et *Q. Mirbeckii* présentaient

des cribles calleux au mois de janvier. Si notre première proposition est générale, à savoir que la suppression de la fonction chlorophyllienne entraîne le développement du cal, on ne peut expliquer le développement du cal sur les cribles des feuilles que par une diminution notable dans l'exercice de cette fonction pendant la saison froide. La recherche de l'optimum de température pour l'exercice de la fonction chlorophyllienne pourrait apporter quelque lumière sur ce sujet.

Mais nous pensons aussi qu'il n'est possible d'arriver à une explication satisfaisante des faits que nous avons énoncés et des différences considérables dans l'évolution du liber chez les diverses plantes, qu'en complétant ce premier ordre de recherches par l'étude des rapports qui existent entre les diverses couches du liber de la tige et les parties vertes persistantes, que ces parties vertes soient des feuilles ou des rameaux jeunes.

CHAPITRE IX

RÉSUMÉ DES PHASES SUCCESSIVES PAR LESQUELLES PASSENT LES TUBES CIBLÉS

M. de Janczewski, dans le travail que nous avons rappelé si souvent, admet pour les tubes des Monocotylédones trois phases ou périodes successives : la période évolutive, la période active et la période passive. Chez les Dicotylédones, il ne cite plus la période évolutive, mais elle existe bien certainement dans sa pensée aussi bien que pour les Monocotylédones, et il y ajoute trois autres périodes : la période active, la période transitoire et la période passive.

Pour ce qui nous concerne, nous pensons que l'évolution des tubes criblés est la même, dans ses grandes lignes au moins, chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones. Nous la divisons en trois périodes d'inégale durée : la *période active*, la *période transitoire* et la *période passive*.

D'après ce que nous avons dit plus haut, le tube criblé est

déjà en activité dès avant la perforation des cribles. La perméabilité de certains points de la membrane assure le passage des substances d'un tube à l'autre. D'après M. de Janczewski lui-même, les tubes des Gymnospermes ne seraient jamais perforés véritablement. Nous avons montré que chez un grand nombre d'Angiospermes, où il a été impossible de mettre en évidence les filaments muqueux passant d'un tube à l'autre, rien ne prouve l'existence de ces filaments et la perforation réelle du crible. M. de Janczewski admet, d'ailleurs, que chez les Gymnospermes la période d'activité existe sans aucune perforation visible des membranes.

Il en résulte que nous sommes autorisés à faire commencer la période d'activité au moment même de la formation des tubes criblés. Dans cette manière de voir, la période évolutive de M. de Janczewski se réduit évidemment au temps nécessaire pour la genèse du tube criblé.

La période active se continue pendant un temps variable avec les plantes jusqu'au moment où le protoplasme des tubes perd son activité ; dès ce moment le crible se recouvre invariablement d'un cal.

Ici commence la période transitoire. Pendant cette période le cal s'épaissit à mesure que disparaissent le protoplasme et la matière albuminoïde que contenaient les vacuoles des tubes. Enfin au bout d'un certain temps le cal se résorbe, se dissout peu à peu et il ne reste plus qu'une cloison cellulosique avec des perforations plus ou moins grandes permettant le libre passage de l'eau d'un tube à l'autre. Dès ce moment le tube a atteint la période passive ; il conserve probablement encore la propriété de livrer passage à l'eau, mais il n'est plus apte à conduire les substances albuminoïdes.

DIFFÉRENCES ENTRE LES MONOCOTYLÉDONES ET LES DICOTYLÉDONES

Mais ces trois phases sont bien loin d'avoir la même durée et la même valeur chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones.

Chez les Monocotylédones (*Phragmites*, *Typha*, *Convallaria*, *Orchis*, *Ophrys*, etc.), la phase active dure presque aussi longtemps que l'organe. Si cet organe ne dure qu'une saison, la période active se poursuit jusqu'à la fin de cette saison ; alors le crible s'épaissit : c'est la période transitoire qui survient.

Si au contraire l'organe a une durée de plusieurs années, la période active se poursuit pendant le même temps. Enfin, quand la disparition de l'organe est prochaine, se produit le développement du cal.

Il ne faut pas croire d'ailleurs que cette longue période d'activité soit uniforme. Dans le rhizome du *Convallaria maialis*, nous avons constaté que les cribles s'épaississent en hiver pour reprendre au printemps leur épaisseur normale. La vie des tubes présente donc ici des périodes de vie latente correspondant à la durée de la saison froide.

La période transitoire peut être considérée comme la dernière en date dans les organes annuels, car la mort survient alors que le cal n'est pas encore dissous. Mais pour ce qui concerne les organes à durée plus longue, on voit que cette période est suivie d'une véritable période passive, caractérisée par ce fait que le cal a disparu et que le tube ne paraît plus contenir que de l'eau avec quelques granulations qui sont les derniers vestiges du revêtement protoplasmique de chaque élément.

Chez les Dicotylédones, la période active se termine avec la mort de l'organe ou de la plante pour ce qui concerne les plantes annuelles. Presque toujours le cal n'est pas encore formé quand la mort survient.

Dans les organes vivaces, il n'en est plus de même ; la période active peut durer un an (Poirier) ; deux ans (Rosier, Vigne) ; ou même un plus grand nombre d'années (Tilleul, Hêtre, etc.). Cette période active est toujours coupée par des périodes de vie latente pendant la saison froide ; mais les manifestations de cette vie latente sont variables suivant les plantes considérées : chez la Vigne, le cal se développe en hiver pour se dissoudre au printemps ; chez le Tilleul, au contraire,

les cribles restent ouverts ; seul le contenu des tubes se montre différent de ce qu'il est en été : la vacuole est en effet moins riche en matières albuminoïdes.

La période transitoire débute au moment de l'apparition du cal définitif ; celui-ci est toujours plus volumineux que le cal d'hiver destiné à se dissoudre au printemps. La période transitoire dure un temps très variable suivant les plantes et même suivant les tubes dans la même plante.

Enfin la dissolution de ce cal rend complètement libre la cloison cellulosique des cribles : la communication est ouverte d'un tube à l'autre. Les tubes ont atteint la période passive. Celle-ci peut durer très longtemps, car la plante, par suite de l'activité du cambium, ayant produit du liber de nouvelle formation, son existence peut se continuer pendant un grand nombre d'années.

Enfin, nous en aurons fini avec cet exposé quand nous aurons dit quelques mots du liber des racines ; et nous aurons montré une fois de plus la complexité des problèmes que soulève l'étude du liber.

Chez les plantes où les tubes criblés de la tige développent un cal provisoire en hiver, les cribles des racines restent au contraire pendant cette période complètement ouverts ou du moins ne s'épaississent pas. Nous pouvons citer à ce point de vue la Vigne et divers *Rubus* (*Rubus idæus*, *Rubus tomentosus*, etc.) ; d'après Russow, il en est de même pour les *Populus tremula*, *P. nigra*, *P. laurifolia*, *Quercus pedunculata*, *Acer platanoïdes*, etc. D'après le même auteur, les racines du *Vitis amurensis* possèdent au contraire pendant la saison froide des cals volumineux comme ceux du liber de la tige. Nous citerons encore les *Cucurbita*, dont les racines à la fin de l'été présentent des cals bien développés analogues à ceux du liber de la tige.

Enfin chez les plantes dont les tubes ont une durée variable, mais toujours supérieure à une année, si les cribles de la tige ne développent pas de cal provisoire en hiver, il en est de même d'après M. Russow pour ceux des racines.

CONCLUSIONS

Nous pouvons résumer dans les propositions suivantes les résultats des recherches consignées dans ce mémoire (1) :

1° Le liber des Angiospermes comprend deux catégories d'éléments : les *éléments essentiels* (tubes criblés et cellules-compagnes) ; les *éléments accessoires* (parenchyme libérien, cellules scléreuses et fibres libériennes) ;

2° *Les fibres entourées par du liber possèdent presque toujours des caractères histologiques et micro-chimiques différents de ceux des fibres extérieures au liber ;*

3° Le parenchyme libérien est souvent formé de cellules allongées (fibreuses), simples ou cloisonnées transversalement ;

4° *Les canaux sécréteurs du liber ne confinent jamais aux tubes criblés ;*

5° Les tubes criblés des Angiospermes sont disséminés irrégulièrement dans le liber primaire ; souvent en séries radiales dans le liber secondaire et en îlots formés par le cloisonnement longitudinal plusieurs fois répété de certaines cellules, chez les Lobéliacées, Crassulacées, Solanées, etc. ;

6° Il existe deux types distincts de tubes criblés : le type Courge et le type Vigne, mais il n'est pas rare de trouver dans une même plante tous les intermédiaires entre ces deux types ;

7° *Les éléments séparés des tubes criblés par des cloisons tangentielles (Aristolochia Siphon) doivent être considérés comme des cellules-compagnes, au même titre que ceux qui en sont détachés par un cloisonnement radial ou oblique ;*

8° *Dans le liber secondaire, les cellules-compagnes sont souvent situées entre les tubes criblés d'une part et le parenchyme libérien ou les rayons médullaires d'autre part ;*

9° Chaque cellule-compagne peut se diviser par des cloi-

(1) Les conclusions nouvelles sont en italique ; les autres ne sont que l'extension ou la confirmation des résultats déjà acquis.

sons transversales seulement ou bien à la fois par des cloisons transversales et des cloisons longitudinales ;

10° Outre les cribles situés sur leurs cloisons terminales, les tubes peuvent en posséder d'autres, habituellement plus petits, sur leurs cloisons longitudinales ;

11° Les faisceaux libériens peuvent être réunis transversalement par des séries de cellules criblées, développées dans les rayons médullaires ;

12° *Dans le liber des feuilles, les tubes appartiennent toujours au type de la Courge, quelle que soit la forme des tubes de la tige.*

Dans le liber primaire des tiges, il en est de même ;

13° Dans les racines, ils ont la même forme que dans la tige ;

14° *La cloison destinée à devenir un crible n'est pas tout d'abord homogène ; la cellulose ne se développe que suivant des bandes entre-croisées circonscrivant des mailles ; celles-ci, plus perméables que la cellulose, pourront se transformer en ponctuations ;*

15° *Les cribles du liber primaire (Vigne et Tilleul) appartiennent au type de la Courge ; peu à peu ces cloisons s'étendent et le crible simple se fragmente en plusieurs cribles pour donner une plage criblée ;*

16° *Le cal est dû au développement exagéré de la mince couche de la membrane qui recouvre les filaments de cellulose ;*

17° Les réactions du cal sont à peu près identiques chez toutes les plantes ; il présente habituellement des stries correspondant aux ponctuations des cribles ;

18° L'accumulation de substances albuminoïdes contre les cribles n'existe pas dans les matériaux frais ; elle est une conséquence du mode opératoire ;

19° Le noyau des tubes criblés disparaît habituellement de bonne heure comme corps figuré ; *mais on peut encore parfois le retrouver dans le protoplasme pariétal des tubes en activité ;*

20° Le contenu d'un tube criblé arrivé à la période d'acti-

tivité se compose d'une mince couche de protoplasme pariétal se continuant au niveau des cribles et d'une *grande vacuole centrale contenant de l'eau avec des substances albuminoïdes en dissolution* ;

21° *Le protoplasme des tubes en activité est vivant ; les tubes ne sont pas des éléments morts ;*

22° Les tubes à la période d'activité fonctionnelle ne conduisent guère que des substances albuminoïdes ; *nous n'avons jamais observé le passage direct des grains d'amidon, mais nous avons souvent reconnu l'impossibilité de ce passage ;*

23° Les cellules-compagnes ont un contenu très riche en matières albuminoïdes ; elles sont toujours dépourvues d'amidon ; *leur noyau est très allongé dans le liber des Monocotylédones ;*

24° *Les mouvements propres du protoplasme des tubes en pleine activité doivent entrer en ligne de compte pour l'explication des phénomènes de transport ;*

25° Le sens de ce transport ne peut être déterminé que dans certains cas particuliers ; *dans une très jeune pousse souterraine (Rubus), il est ascendant ; il est habituellement descendant dans le liber d'une tige adulte ;*

26° La durée de l'activité des tubes criblés est très variable (une saison à dix ans et même plus) ;

27° L'apparition du cal ne coïncide pas nécessairement avec le commencement de l'hiver ;

28° Dans le cas d'une activité de plusieurs années, les cribles peuvent développer un cal en automne et le perdre au printemps (Vigne) ou bien rester indépendants de la marche des saisons (Tilleul) ;

29° *Des germinations de Courge maintenues à l'obscurité ont développé dans le liber de la tige hypocotylée des cals volumineux, tandis que des germinations semblables obtenues en pleine lumière avaient leurs cribles perforés.*

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE XXI.

- Fig. 1. Section transversale dans le liber externe d'un faisceau de la tige du *Cucurbita melanosperma*; *t*, tubes criblés (gr. 270).
- Fig. 2. Tubes criblés de *Cucurbita Pepo* débarrassés de leur contenu (tige du 15 septembre). — *a, a, a*, cals bien développés avec stries; *b*, cal avec une ouverture en entonnoir permettant une libre communication entre deux tubes consécutifs; *c*, plaques calleuses détachées de la cloison criblée; *d*, cals d'inégale épaisseur situés sur les parois longitudinales de deux tubes voisins (gr. 240).
- Fig. 3. Tube criblé de *Cucurbita Pepo* avec cellules-compagnes *c, c*, pourvues de vacuoles. — Le contenu *a*, du tube est déjà contracté; mais il n'existe pas d'amas aux extrémités; des boutons muqueux *b, b*, traversent les ponctuations des cribles et indiquent le sens descendant du courant (gr. 425).
- Fig. 4. Fragment de tube criblé de *Cucurbita maxima* avec un noyau *n*.
- Fig. 5. Fragment de tube criblé de *C. maxima* avec cal. On voit le crible par transparence; des bandes de protoplasme pénètrent dans les stries (gr. 210).
- Fig. 6. *Id.* avec stries nombreuses dans le cal et petits cribles latéraux.
- Fig. 7. Fragment d'un tube criblé de *C. Pepo*. Un volumineux amas d'albumine coagulée est appliqué sur l'une des faces du crible; celui-ci est traversé par des boutons muqueux de très grande longueur (matériaux dans de l'eau sucrée) (gr. 400).
- Fig. 8. Fragment d'un tube criblé de la tige du *C. maxima*; le contenu contracté est retenu au cal par des filaments engagés dans les stries (gr. 330).
- Fig. 9 et 10. Deux cribles de *C. maxima* vus de face. — En 9, les mailles sont encore pleines; en 10, elles sont déjà traversées par des filaments muqueux dont la section forme une tache sombre au centre de chaque maille (gr. 350).

PLANCHE XXII.

- Fig. 11. Contenus appartenant à deux tubes criblés consécutifs de la tige du *Cucurbita Pepo*, après l'action de l'acide sulfurique. Les filaments muqueux sont bien conservés; quant à la vacuole interne elle est fortement contractée surtout dans la partie supérieure de la figure et on la voit par transparence, emprisonnée par la couche de protoplasme pariétal (gr. 400).
- Fig. 12. Tube criblé d'une tige jeune de *Cucurbita Pepo*. Le protoplasme détaché de la paroi offre une striation longitudinale très nette (gr. 400).

- Fig. 13. Un cal volumineux de *C. Pepo* avec stries (gr. 400).
- Fig. 14. Un cal de *C. Pepo* avec plusieurs ouvertures en entonnoir (gr. 400).
- Fig. 15. Portion très grossie de la membrane longitudinale entre un tube criblé de *C. maxima*, et une cellule-compagne, pour montrer l'hétérogénéité de cette membrane.
- Fig. 16. Un cal en voie de développement dans le liber de la tige du *Cucurbita melanosperma* (20 octobre). Des boutons muqueux renflés en tête s'engagent dans les stries du cal (gr. 450).
- Fig. 17. Un cal volumineux de *Cucurbita Pepo*, avec une seule ouverture en entonnoir (gr. 400).
- Fig. 18. Cal de *Cucurbita maxima* dans la tige hypocotylée d'une germination à l'obscurité. La substance calleuse n'est pas homogène; mais les stries ne sont plus visibles (gr. 500).
- Fig. 19. Une cloison criblée du même dans la région interne du liber; le cal n'est pas encore développé (gr. 500).
- Fig. 20. Un crible de *Cucurbita Pepo* avec boutons muqueux (matériaux étudiés dans l'eau sucrée) (gr. 450).
- Fig. 21 et 22. Développement de la cloison criblée du *Cucurbita maxima*. Il correspond à l'état figuré en 9, et 22 correspond à 10 (gr. 350).
- Fig. 23, 24 et 25. États successifs du développement du cal dans le liber de la tige hypocotylée d'une germination de *Cucurbita moschata* à l'obscurité (gr. 500).
- Fig. 26, 27 et 28. Développement du contenu d'un tube criblé dans la tige très jeune du *Cucurbita maxima*. — En 28, on voit deux vacuoles et un noyau; dans la figure 27, les deux vacuoles sont fusionnées, et en 26, le noyau a disparu; des gouttelettes très réfringentes sont figurées de côté en 27 et de face en 26 (gr. 550).
- Fig. 29. Fragment d'un tube criblé de *Cucurbita maxima* avec petits cals latéraux (gr. 200).
- Fig. 30. Cloison longitudinale très grossie d'un tube de *Cucurbita melanosperma* avec cribles latéraux.
- Fig. 31. La même vue de face et colorée par le chlorure de zinc iodé (gr. 400).
- Fig. 32. *Id.* de *Cucurbita maxima* (gr. 400).

PLANCHE XXIII.

- Fig. 33. Section transversale dans le liber d'une tige de *Vitis vinifera*. — *r*, rayon médullaire principal; *r' r'*, médullaire secondaire; *f, f, f*, fibres libériennes; *t*, tubes criblés; *c*, cellules-compagnes (gr. 200).
- Fig. 34. Tube criblé et cellules-compagnes (*c, c*) dans le pédoncule d'une grappe de raisin; *p*, protoplasme pariétal; *g*, contenu interne contracté contre le crible; il se montre nettement indépendant du protoplasme pariétal (gr. 200).

- Fig. 35. Deux cals de *Vitis cebennensis* après deux mois et demi de séjour dans une serre en hiver; la striation est très nette (gr. 400).
- Fig. 36, 37 et 38. États successifs demi-schématiques d'un crible simple de *Vitis vinifera* se transformant en une plage criblée.
- Fig. 39. Plusieurs tubes criblés de *Vitis vinifera* en section longitudinale tangentielle et débarrassés de leur contenu. — *c, c,...* cellules-compagnes; *t, t,...* tubes criblés avec leurs cloisons obliques pourvues de plusieurs cals (gr. 250).
- Fig. 40. Anastomose par une série de *cellules criblées* entre deux îlots libériens de *Vitis cebennensis*. Chacune des cellules criblées possède une ou plusieurs cellules-compagnes (gr. 180).
- Fig. 41, 42, 43, 44. États successifs du noyau dans un tube très jeune de la tige du *Vitis vinifera*. — 42, 43, 44, fragmentation du nucléole; 41, l'enveloppe du noyau se déchire (gr. 400).
- Fig. 45. Deux jeunes tubes dans un pétiole de *Vitis vinifera*; les cribles ont une direction transversale et sont simples; les vacuoles sont encore séparées du crible par une couche épaisse de protoplasme (gr. 450).
- Fig. 46. Plage criblée de *Vitis vinifera* vue de face (gr. 400).
- Fig. 47. Plage criblée de *Carya juglandifolia* vue de face (gr. 440).
- Fig. 48, 49, 50, 51 et 52. États successifs du développement du cal chez le *Rubus idæus* (gr. 675).

PLANCHE XXIV.

- Fig. 53. Section transversale dans le liber stratifié de la tige du *Tilia platyphylla*. — *r, r*, rayon médullaire principal; *r'' r'*, rayon médullaire secondaire; *f*, fibres libériennes; *p*, parenchyme libérien; *t*, tubes criblés et cellules-compagnes (gr. 225).
- Fig. 54. Une cloison criblée de *Tilia platyphylla* avec cinq cals bien développés. — *c, c*, cellules compagnes (gr. 950).
- Fig. 55. Deux cloisons criblées simples dans la feuille du *Quercus virens*; dans la tige on trouve des plages criblées (gr. 800).
- Fig. 56. Tube criblé de *Ricinus communis* (tige), pour montrer que les grains d'amidon accumulés près du crible sont plus grands que les ponctuations.
- Fig. 57, 58, 59, 60. Section transversale dans le liber de la racine du *Lappa major* et divers modes de cloisonnement des éléments de ce tissu (gr. 400).
- Fig. 61. Fragment de liber de la tige de l'*Impatiens japonica*. — *t*, tubes criblés, sensiblement en séries radiales; les cellules-compagnes sont représentées avec leur contenu protoplasmique (gr. 560).
- Fig. 62. Très longue cloison criblée de *Rubus idæus* avec un seul crible. — *c, c*, cellules-compagnes; *g, g*, globules de matière albuminoïde (gr. 480).
- Fig. 63, 64, 65, 66, 67. Cellules fibreuses du parenchyme libérien du *Rubus idæus*, avec leurs divers modes de cloisonnement (gr. 275).

Fig. 68. Section transversale dans la tige hypocotylée du *Datura Stramonium*; le liber y forme des îlots bien distincts (gr. 290).

Fig. 69. Tubes criblés du rhizome de *Convallaria maialis*. — *g*, globule de matière albuminoïde; *p*, cellule de parenchyme libérien avec son noyau ovoïde; *c, c*, deux cellules-compagnes avec leurs noyaux allongés, *n, n*.

Fig. 70. Un crible du même, déjà épaissi par le cal (g. 750).

Fig. 71. Un tube criblé jeune de *Lappa tomentosa*, avec un reste de noyau (*n*).

Vu et approuvé, Paris, le 15 mars 1889.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 15 mars 1889.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris.

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Les Protozoaires.

GÉOLOGIE. — Le Carbonifère.

Vu et approuvé, Paris, le 15 mars 1889.

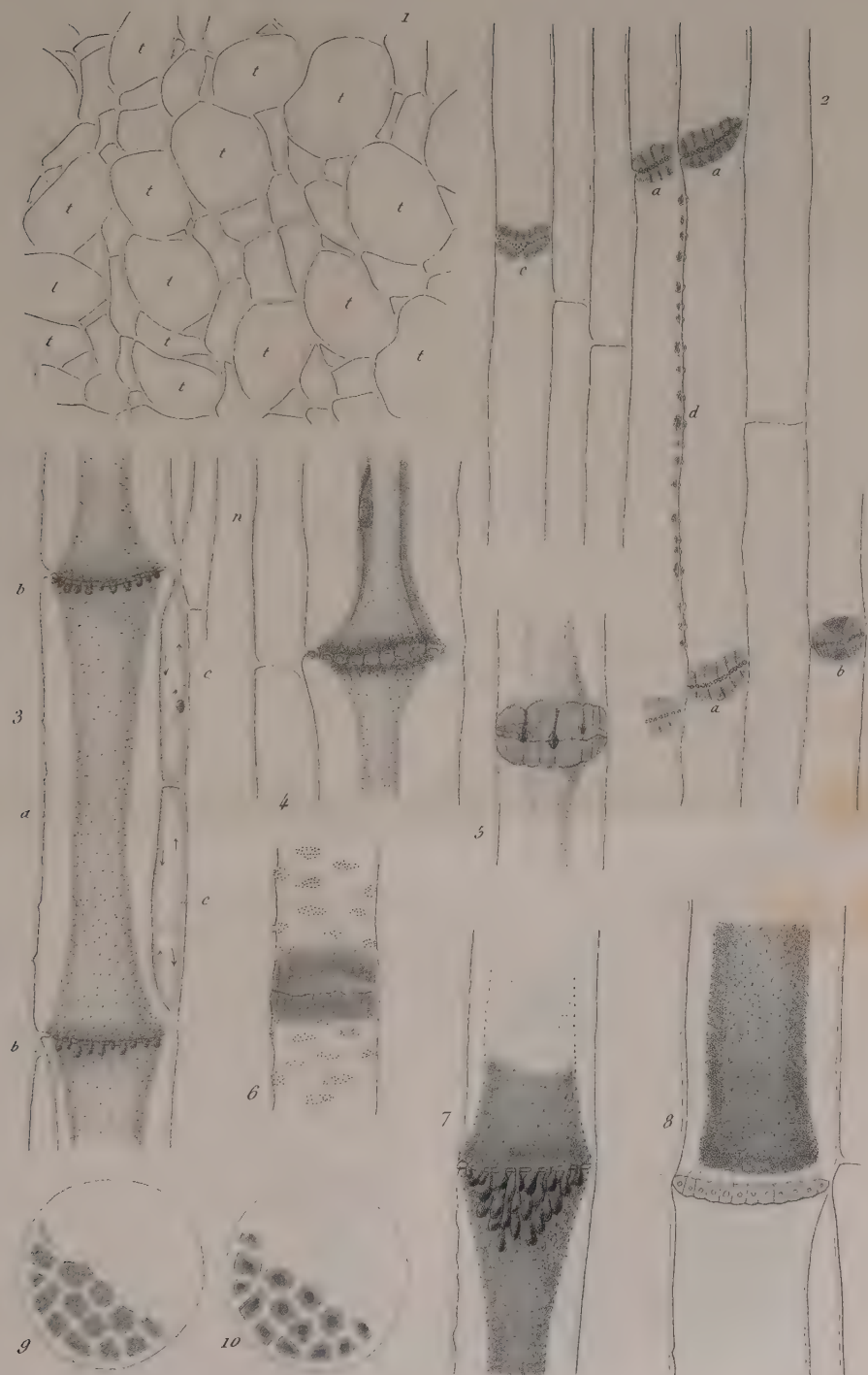
Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 15 mars 1889.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.



H. Lecomte del.

Bonnet sc.

Cucurbita (1-10).

Imp. Lemerrier et C^{ie} Paris

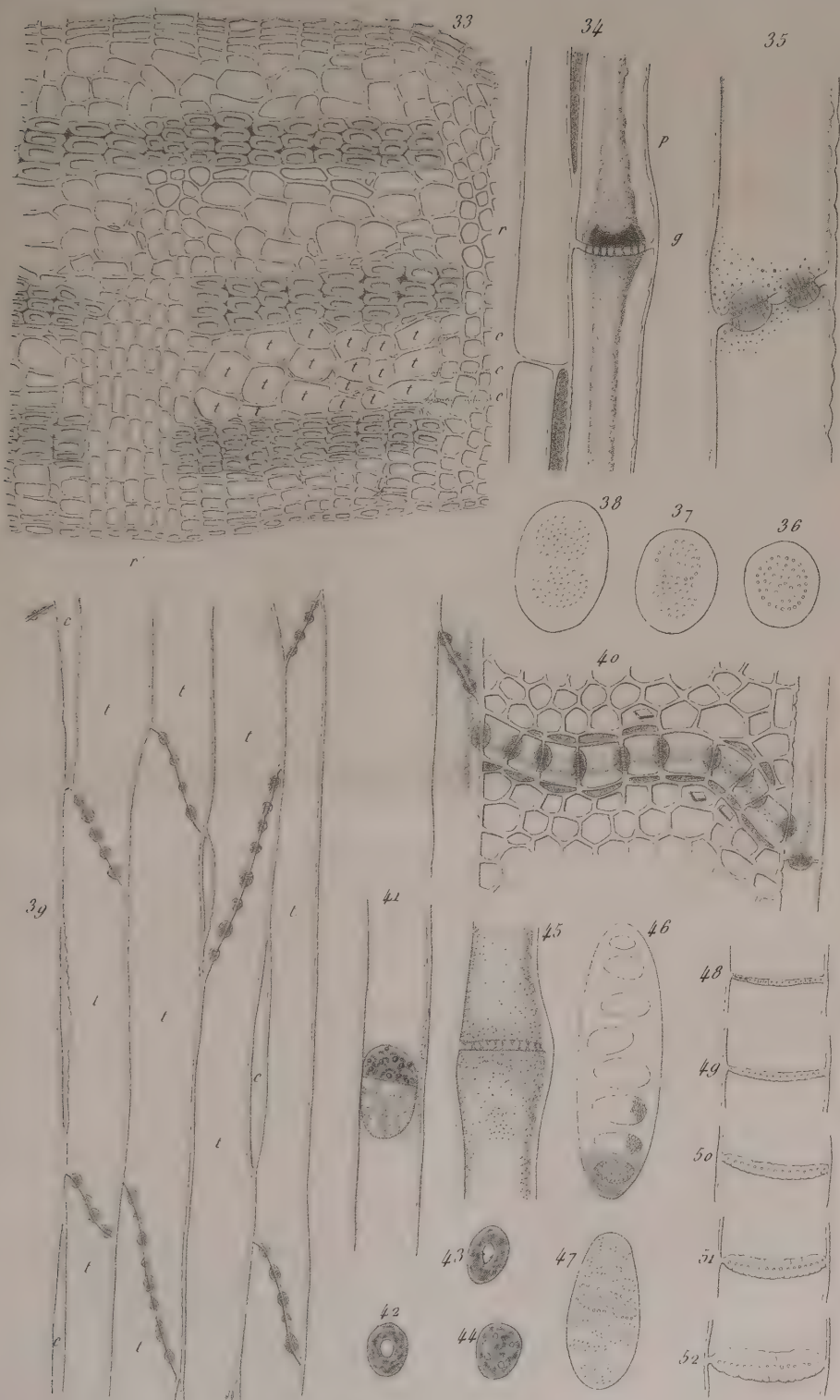


H. Lecomte del.

Bonnet sc.

Cucurbita (11-32).

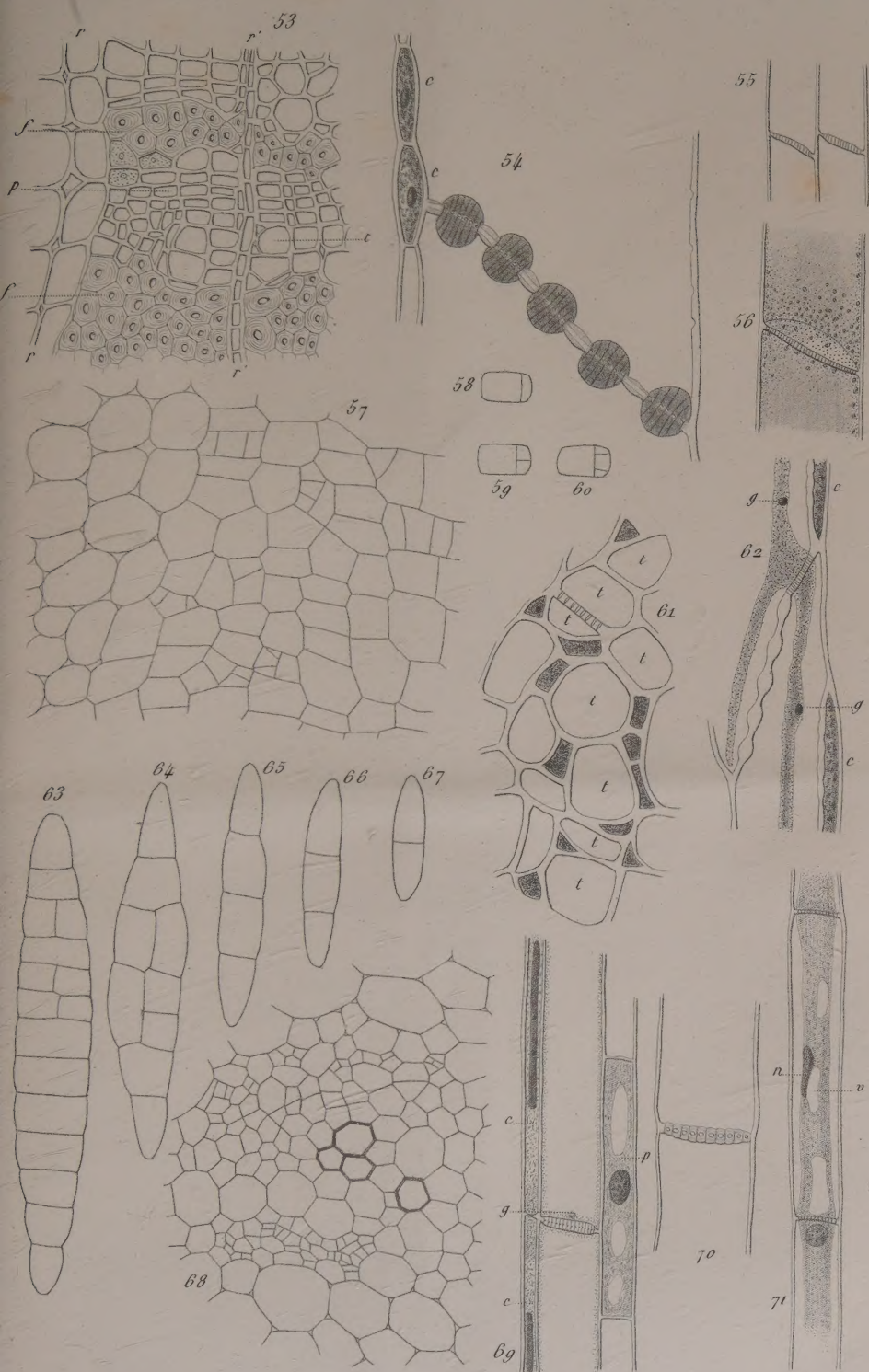
Imp. Lemercier et C^{ie} Paris



H. Lecomte del.

Bonnel sc.

Vitis (33 46).—*Carya* (47).—*Rubus* (48-52).



H. Lecomte del.

Bonnet sc.

Tilia (53-54). — *Quercus* (55). — *Ricinus* (56). — *Lappa* (57-60 et 71). —
Impatiens (61). — *Rubus* (62-67). — *Datura* (68). — *Convallaria* (69-70).

